

Jen  
3868. a

Library of the Museum  
OF  
COMPARATIVE ZOÖLOGY,  
AT HARVARD COLLEGE, CAMBRIDGE, MASS.

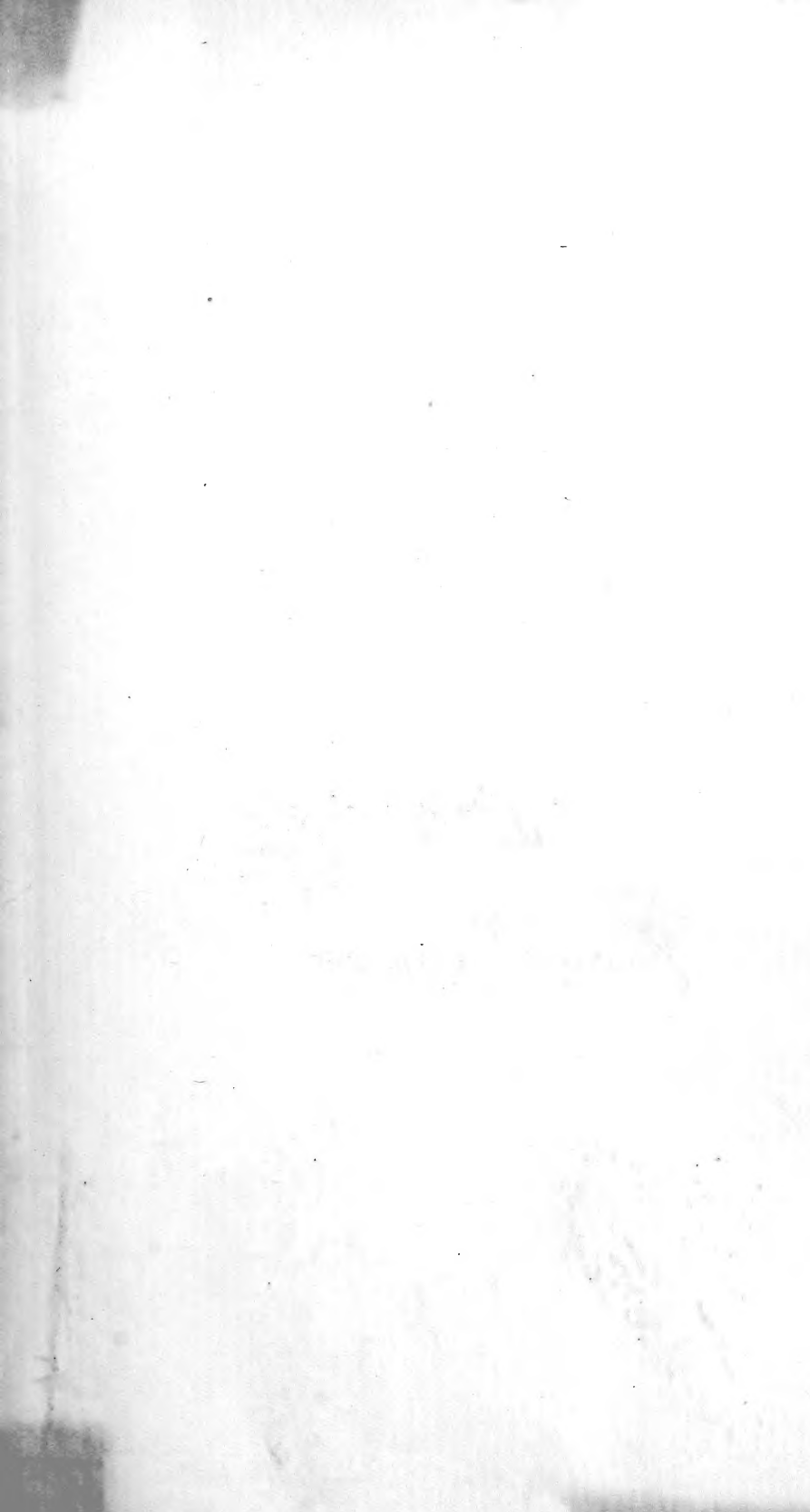
The gift of

*Medizinisch-natur-  
wissenschaftlichen  
Gesellschaft zu Jena*

No. 6692.

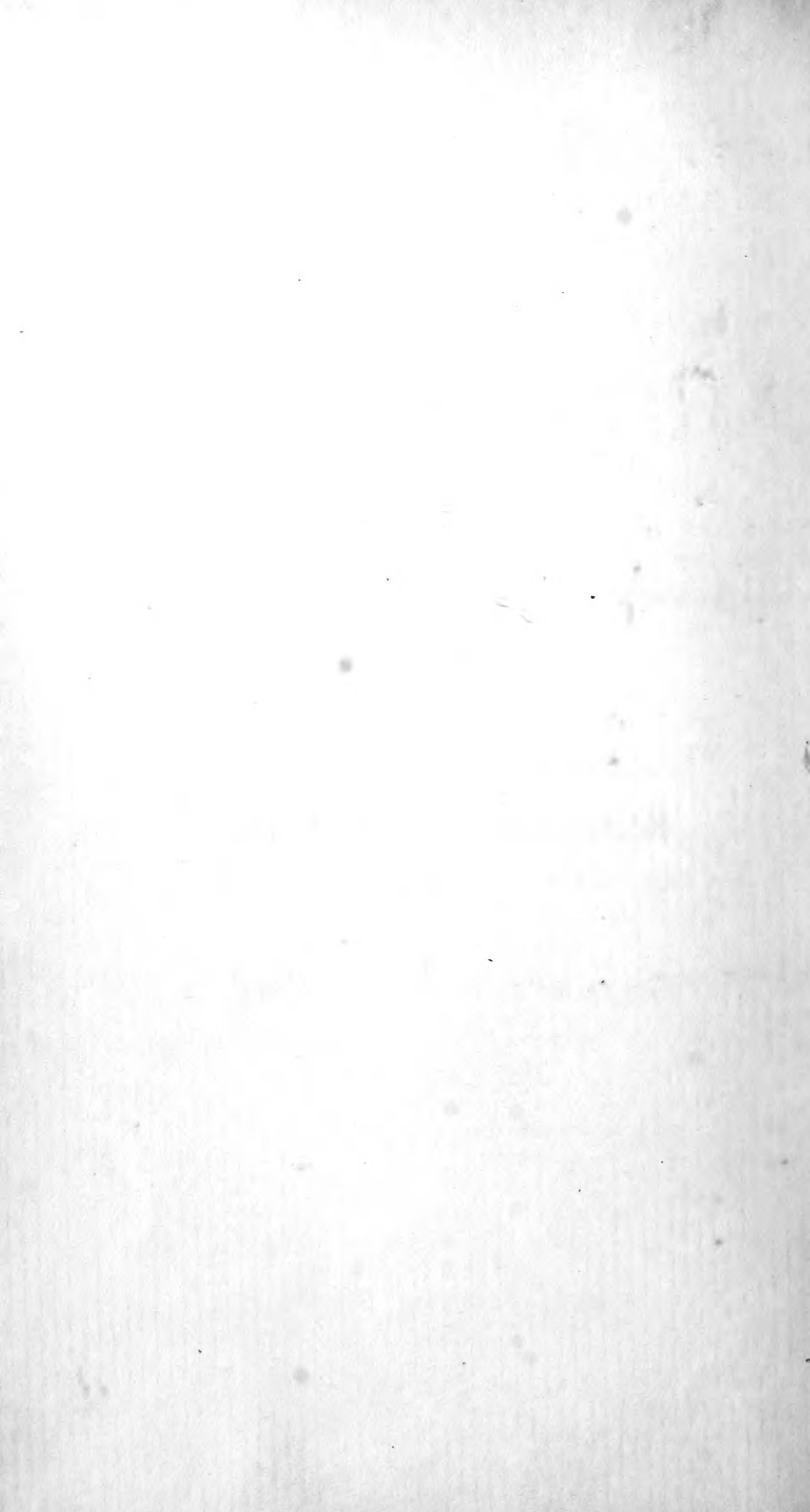
*January 11, - July 16, 1895.*











Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

**Neunundzwanzigster Band.**

Neue Folge, Zweiundzwanzigster Band.

Mit 17 lithographischen Tafeln und 51 Abbildungen im Text.



**J e n a ,**

Verlag von Gustav Fischer

<sup>Sm</sup> 1895.





# Inhalt.

---

	Seite
KÜKENTHAL, W. und ZIEHEN, TH., Untersuchungen über die Großhirnfurchen der Primaten. Mit 34 Abbildungen im Texte	1
WAGNER, JULIUS, Beiträge zur Phylogenie der Arachniden . .	123
REH, Dr. L., Die Schuppen der Säugetiere. Mit Tafel I. . .	157
MARTIN, PAUL, Bogenfurchen und Balkenentwicklung bei der Katze. Mit Tafel II und 13 Abbildungen im Texte . . . . .	221
KATHARINER, LUDWIG, Anatomie und Mechanismus der Zunge der Vermilinguier. Mit Tafel III und 1 Abbildung im Text	247
DRÜNER, L., Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Mit Tafel IV.—VIII . . . . .	271
NEUSTÄTTER, OTTO, Ueber den Lippensaum beim Menschen, seinen Bau, seine Entwicklung und seine Bedeutung. Mit Tafel IX	345
MEYER, OSCAR, Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. Mit Tafel X und XI . . . . .	391
LÉON, N., Zur Histologie des Dentalium-Mantels. Mit Tafel XII	411
SCHILLING, AUGUST JAKOB, Der Einfluß von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen der Blattgelenke von <i>Mimosa pudica</i> . . . . .	417
BRAUS, H., und DRÜNER, L., Ueber ein neues Präpariermikroskop und über eine Methode größere Tiere in toto histologisch zu konservieren. Mit 3 Abbildungen im Texte . . . .	435
BRAUS, H., Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies, mit einem Anhang über Amitose und Polyspermie. Mit Tafel XIII—XVII . . . . .	443
BRAUS, H., Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula .	512
GÄRTNER, A., Jahresbericht der medizinisch-naturwissenschaft- lichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1894 . . . .	515

---



# Untersuchungen über die Grosshirnfurchen der Primaten.

Von

Prof. W. Kükenthal und Prof. Th. Ziehen in Jena.

---

## Einleitung.

Im Anschluß an unsere früheren Untersuchungen über das Gehirn der Cetaceen, Ungulaten und Carnivoren<sup>1)</sup> haben wir in den letzten Jahren eine systematische Untersuchung über die Hirnwindungen der Primaten mit Ausschluß der Halbaffen und mit Einschluß des Menschen ausgeführt. Das Material für diese Untersuchung ging uns teils aus dem zoologischen Garten in Hamburg durch die Freundlichkeit des dortigen Direktors, Herrn Dr. BÖHLAU, zu, teils wurde uns dasselbe während eines Aufenthaltes in London von dem Direktor der Sammlungen des College of Surgeons, Prof. STEWART, in liberalster Weise zur Verfügung gestellt. Auch die in dem hiesigen anatomischen Institut aufbewahrten Primatengehirne konnten wir dank der freundlichen Erlaubnis des Direktors, Herrn Prof. FÜRBRINGER, für unsere Untersuchungen in ausgiebigster Weise ausnutzen. Allen diesen Herren sind wir zu größtem Dank verpflichtet.

Da das Gehirn der Anthropoiden bereits öfter von ausgezeichneten Forschern auch mit Bezug auf die Großhirnfurchung untersucht und beschrieben worden ist, so wandten wir unsere Aufmerksamkeit ganz speziell den niederen Affen zu, für welche

---

1) Ueber das Centralnervensystem der Cetaceen nebst Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns bei Placentaliern. Jenaische Denkschriften III, 1.

eine umfassende Darstellung der Großhirnfurchung noch ganz und gar fehlt. In der umfassenden Arbeit CUNNINGHAM's, auf welche wir öfter zurückkommen werden, sind nur die Hauptfurchen genauer berücksichtigt; auch werden die niederen Affen (bis inkl. *Semnopithecus*) nur gelegentlich nebenher erwähnt. Auch bedauern wir, in mehreren Hauptpunkten von den Anschauungen, welche CUNNINGHAM<sup>1)</sup> entwickelt, abweichen zu müssen.

Wir gehen bei der folgenden Darstellung von den niedersten Formen aus, um allmählich bis zu den Anthropoiden aufzusteigen. Die Bezeichnung der Furchen mit Buchstaben haben wir vorgezogen, um in keiner Weise zu präjudizieren. Nur den hinteren Ast der Sylvischen Furche und die Fissura Hippocampi, deren Homologien unzweifelhaft auf den ersten Blick durch die ganze Reihe der Primaten festzustellen sind, haben wir von Anfang an als solche (S bzw. Hi) bezeichnet. Bezüglich der übrigen Furchen werden wir von Gattung zu Gattung stets die Homologien speziell feststellen und danach für jede neue Gattung die Buchstabenbezeichnung festsetzen. Erst mit dem Übergang zu dem Gehirn der Anthropoiden und des Menschen werden wir zu den üblichen Furchenbezeichnungen übergehen, bzw. Stellung nehmen. Die rückläufige Übertragung dieser Furchenbezeichnungen auf alle Gattungen, bzw. ihre Einsetzung für die anfangs gebrauchten Buchstabenbezeichnungen wird alsdann ohne Schwierigkeit möglich sein.

Die Aufgabe, welche wir uns gestellt und soeben näher präzisiert haben, wäre offenbar verhältnismäßig leicht zu lösen gewesen, wenn die zahlreichen Affengattungen, deren Gehirne uns vorliegen, eine einzige lückenlose, geradlinige Reihe in phylogenetischer Beziehung darstellten. Dem ist nicht so. Im Gegenteil sind die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Gattungen zu einander im höchsten Maß verwickelt und lückenhaft. Eine sichere Feststellung ist daher bis jetzt nur in sehr bescheidenem Umfang und nur für eine kleine Zahl von Gattungen gelungen. Allenthalben hat uns diese Lückenhaftigkeit der phylogenetischen Systematik große Schwierigkeit bereitet. Im allgemeinen haben wir GRAY's „Catalogue of Monkeys, Lemurs and Fruit-eating bats

---

1) Surface Anatomy of the cerebral hemispheres, 1892. Von anderen zusammenfassenden Arbeiten wäre namentlich auch die Arbeit WERNICKE's zu erwähnen, welche gegenüber der prunkvoll ausgestatteten, aber im einzelnen oft ungenauen Arbeit GRATIOLET's einen wesentlichen Fortschritt bedeutet.



in the collection of the British Museum“<sup>1)</sup> zu Grunde gelegt. Wir beginnen demnach mit den Affen der neuen Welt und schließen daran die Besprechung der Affen der alten Welt einschließlich des Menschen.

## A. Affen der neuen Welt.

### a) *Arctopithecii*.

Es standen uns die Gehirne folgender Arten zur Verfügung:

- 1) *Midas oedipus* GEOFFR. (*Oedipus titi* LESSON),
- 2) *Hapale jacchus* ILLIG. (*Jacchus vulgaris* GEOFFR.),
- 3) *Hapale spec.*?
- 4) *Hapale pennicillata*.

Die Litteratur enthält über die Hirnfurchung der *Arctopitheken* außerordentlich spärliche Angaben. In den Grundzügen der Zoologie von CLAUS werden dem Gehirne Windungen überhaupt abgesprochen.

Die ältesten Mitteilungen finden wir bei GRATIOLET<sup>2)</sup>, welcher das Gehirn eines *Oedipus* und eines *Jacchus vulgaris* abbildet. Aus seinen Textangaben<sup>3)</sup> ergibt sich, daß er bei *Oedipus* außer der Sylvischen Furche nur die „Parallelfurche“, bei *Jacchus* nur die Sylvische Furche gefunden hat, doch vermag man aus seinen Abbildungen des *Oedipus*gehirns zu erkennen, daß noch ein paar weitere Furchen, auf die wir späterhin zurückkommen werden, vorhanden sind. FLOWER<sup>4)</sup> fand auch bei *Hapale jacchus* außer der *Fissura Sylvii* eine schwache Andeutung der Parallelfurche, außerdem beschreibt er einen „*Sulcus collateralis*“, „*S. dentatus*“ und „*S. calcarinus*“ auf der Medialfläche. Wir bemerken hierzu, daß der *Sulcus dentatus* von FLOWER im wesentlichen der *F. corporis callosi* resp. deren Fortsetzung auf der Basalfläche des Temporallappens (*Fiss. hippocampi*) entspricht. Weitere Angaben finden wir bei BISCHOFF<sup>5)</sup>,

1) London 1870.

2) *Mémoire sur les plis cérébraux de l'homme et des primates* par M. P. GRATIOLET, Paris. Atlas, Pl. XI, Fig. 13—18.

3) p. 81. Eine allerdings sehr ungenaue Abbildung des Gehirns von *Midas* hat übrigens schon OWEN gegeben.

4) FLOWER, On the posterior lobes of the cerebrum of the *Quadrupana*. Philosophical Transactions R. Soc. London, 1862, p. 164.

5) BISCHOFF, Die Großhirnwindungen des Menschen mit Berücksichtigung ihrer Entwicklung bei dem Fötus und ihre Anordnung

welcher schreibt: „Bei *Hapale jacchus* (Ouistiti) findet sich nur noch die Fossa Sylvii mit ihrem nach hinten aufsteigenden Schenkel, eine schwach angedeutete F. parallela und eine tiefe und lange F. hippocampi, welche an ihrem hinteren Ende nicht in zwei Aeste übergeht, sondern einfach endet.“ TURNER's<sup>1)</sup> Abbildungen des Gehirnes von *Hapale jacchus* stimmen bezüglich der Medialfläche mit der FLOWER'schen überein. Auf der lateralen Konvexität findet sich außer der Sylvischen Furche und der Parallelfurche eine weitere Furche angegeben, welche in der Richtung nach vorn in den Temporallappen einschneidet, und eine Fortsetzung der auf der Medialfläche als Sulcus collateralis bezeichneten Furche darstellt.

Unser Material verteilt sich auf die verschiedenen Arten, wie folgt: 2 Hemisphären von *Midas oedipus*, 2 von *Hapale jacchus*, 2 von *Hapale pennicillata* und 1 von *Hapale spec.?*

### 1. Midas.

Auf der lateralen Konvexität von *Midas oedipus* fanden wir 3 Furchen. Die tiefste, welche offenbar dem Ramus posterior der Fossa Sylvii entspricht, bezeichnen wir mit *S*. Schon hier zeigt sich, daß sie zuerst annähernd horizontal verläuft, um etwas vor der Mitte ihres Verlaufs nach oben abzubiegen. Die kurze, unterhalb und parallel mit ihr verlaufende Furche bezeichnen wir, um der Deutung nicht vorzugreifen, mit *a*. Eine dritte Furche, welche im Bereich einer Einbuchtung des unteren Randes des Temporo-occipitallappens von der basalen Fläche schräg nach oben und vorn sich auf die laterale Konvexität schlägt, bezeichnen wir als *f*. Auch auf der Seitenansicht des von GRATIOLET abgebildeten Gehirns ist diese Furche deutlich erkennbar. Verlängert würde die Furche *f* die Furche *a* etwa in ihrer Mitte schneiden. Die Medialfläche war an dem uns zugänglichen Gehirn z. T. vom Kleinhirn verdeckt. Wir konnten daher nur die Anwesenheit einer Fissura konstatieren, welche ihrer Lage nach durchaus der F. calcarina der höheren Affen entspricht und welche wir mit *c* bezeichnen. Ob sie bis zur F. corporis callosi, resp. hippocampi reicht, konnten wir nicht ermitteln, doch schien das nicht der Fall zu sein.

bei den Affen. Abh. der II. Kl. der kgl. bayr. Ak. der Wissensch., Bd. X, Abt. II, S. 478.

1) W. TURNER, The convolutions of the brain. Journ. of Anatomy and Physiol. 1890, p. 140.

Außerdem fanden wir eine Furche, welche über dem Splenium des Balkens beginnt und horizontal nach hinten zieht, um dann in stumpfem Winkel zur medialen Mantelkante aufzubiegen, ohne jedoch letztere zu erreichen. Wir bezeichnen diese Furche als  $d$  und zwar den horizontalen Teil als  $d_1$ , den aufsteigenden Teil als  $d_2$ . Hervorzuheben ist noch, daß der horizontale Teil dem Balken erheblich näher liegt als der medialen Mantelkante.

## 2. Hapale.

Die laterale Konvexität des Hapalegehirns (s. Fig. 1) zeigt wiederum eine Sylvische Furche  $S$ , welche jedoch an ihrem hinteren Ende zuweilen nach unten abbiegt. Die Furche  $a$  ist bei *Hapale spec.?* auffällig lang, bei *Hapale jacchus* kürzer und winklig geknickt, desgleichen bei *Hapale pennicillata*. Zu diesen zwei Furchen der lateralen Konvexität, welche wir schon bei *Midas* fanden, kommt bei *Hapale* noch eine weitere Furche hinzu. Dieselbe findet

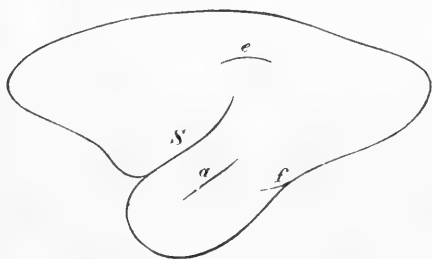


Fig. 1. *Hapale pennicillata*. Laterale Konvexität. Die Furche  $e$  ist nach einem Gehirn von *H. species?* eingetragen worden.

sich nur bei *Hapale spec.?* und beginnt oberhalb des hinteren Endes von  $S$ , um annähernd horizontal vorwärts zu ziehen. Wir bezeichnen sie mit  $e$ . Diese Furche ist äußerst kurz. Eine andere Furche findet sich bei allen, und zwar vorn in dem Bereich der Ausbuchtung des unteren Randes des Temporallappens. Im größeren Teil ihres Verlaufs gehört sie der Basalfläche an. Auf 2 Hemisphären erreicht sie die laterale Konvexität überhaupt nicht. Auf den übrigen schneidet sie in der Richtung von hinten unten nach vorn oben in dieselbe ein. Wir bezeichnen diese Furche wie bei *Midas* mit  $f$ . Auf der Abbildung GRATIOLET's (*Hapale jacchus*) ist  $f$  angedeutet, während sie auf der Abbildung des *Midas*gehirns bei demselben Autor sehr stark entwickelt ist.

Auf der Medialfläche (s. Fig. 2) finden wir bei *Hapale spec.?* eine deutliche Fissura calcarina  $c$ , welche in die Fissura corporis callosi zu münden scheint. Bei *Hapale jacchus* existiert eine deutliche Brückenwindung zwischen dem Vorderende der  $F. calcarina$  und der  $F. corporis callosi$  auf beiden Hemisphären. Ob eine solche Brückenwindung auch bei *Hapale*

pennicillata und *H. spec.?* in der Tiefe vorhanden ist, konnten wir nicht konstatieren, da das Kleinhirn den vorderen Teil der Calcarina verdeckte. An ihrem hinteren Ende biegt die Fissura calcarina bei *Hapale spec.?* nach oben ab, bei *Hapale jacchus* behält sie auf der rechten Hemisphäre ihren horizontalen Lauf bis zu ihrem Ende bei, während sie auf der linken, ebenso wie bei *Midas* nach unten abbiegt. Die Furche *d* findet sich auf allen Hemisphären wieder. Bei *Hapale spec.?* ist nur *d*<sub>1</sub> vorhanden, doch in viel größerer Ausdehnung als bei *Midas*,

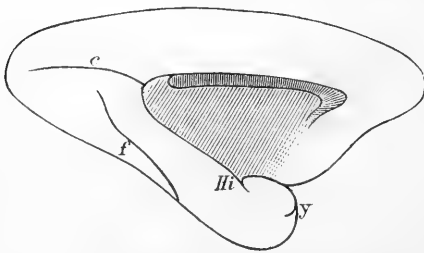


Fig. 2. *Hapale pennicillata*. Medialfläche. Doppelt natürliche Gröfse.

ihre Länge entspricht nämlich annähernd der ganzen Länge des Balkens. Bei *Hapale jacchus* ist auf der rechten Hemisphäre *d*<sub>1</sub> aus 2 horizontalen Ästen zusammengesetzt, welche über dem Splenium des Balkens zusammenstoßen. Da wo sie zusammentreffen, sind beide Furchen etwas nach unten ab-

gebogen. Auf der linken Hemisphäre ist nur das hintere Horizontalstück vorhanden. Einen aufsteigenden Ast (*d*<sub>2</sub>) finden wir auf keiner Hemisphäre. Auf der Orbitalfläche finden sich zwei Furchen. Die mediale bezeichnen wir als *g*, die laterale als *h*. Auch die laterale schneidet nicht in die laterale Konvexität ein. Auf den Abbildungen GRATIOLET'S sind diese Furchen gleichfalls angedeutet, außerdem fällt auf, daß eine transversal gestellte Furche die laterale Kante der Orbitalfläche etwa in ihrer Mitte durchschneidet und auf die laterale Konvexität hinüberreicht. Wir haben von einer solchen Furche nichts gefunden.

Die Furche *f*, welche wir oben bereits erwähnten, verläuft auf der Basalfläche der Fissura hippocampi ziemlich genau parallel, nur in ihrem vorderen Abschnitt weicht sie weiter von ihr ab. Auf 2 Hemisphären zeigt die Furche eine sehr bezeichnende stumpfwinklige Knickung. Die Öffnung des Winkels ist nach vorn und oben gewandt, der Scheitel entspricht etwa der tiefsten Kerbe der mehrfach erwähnten Einbuchtung. In die Spitze des Temporalappens schneidet endlich noch die Furche *y* ein (s. Fig.).

#### b) Pitheciidae.

Es standen uns von diesen platyrrhinen neuweltlichen Affen Gehirne folgender Arten zur Verfügung:

- 1) *Brachyurus rubicundus* GEOFFR.,
- 2) *Pithecia albinasa* GEOFFR.
- 3) *Pithecia monachus* GEOFFR.,
- 4) *Pithecia satanas* (*Cebus satanas* HOFFM.),
- 5) *Nyctipithecus felinus* SPIX.,
- 6) *Callithrix nigrifrons* SPIX.,
- 7) *Callithrix brunnea* NATT.,
- 8) *Chrysothrix sciurea* WAGN.

### 1. *Brachyurus*.

Wir hatten Gelegenheit, 4 Hemisphären von *Brachyurus rubicundus* untersuchen zu können. Da wir Beschreibungen oder Abbildungen in der Litteratur nicht vorgefunden haben, so gehen wir sogleich zur Darlegung unserer eigenen Befunde über (vgl. Fig. 3 u. 4).

Der hintere Ast der Sylvischen Furche *S* (Fig. 3) zeigt einen ähnlichen Verlauf wie bei den Arctopitheken, indem sein Endstück stärker aufwärts gerichtet ist, als sein ziemlich horizontal verlaufender Anfangsteil. An ihrem Ende geht sie scheinbar in die sofort zu besprechende Furche *a* über. Die mächtige Entwicklung der letzteren fällt gegenüber den Arctopitheken sofort auf. In ihrem vordersten Abschnitt verläuft die Furche *a* dem hinteren Aste der Sylvischen Furche annähernd parallel, weiterhin biegt sie ebenso wie dieser, aber noch stärker nach oben ab und gelangt mit ihrem Ende in die hintere Fortsetzung des hinteren Astes der Sylvischen Furche. Zugleich liegt ihr Ende sehr genau der Verbindungsstelle zweier sehr charakteristisch gelegenen, weiter unten zu besprechenden Furchen gegenüber.

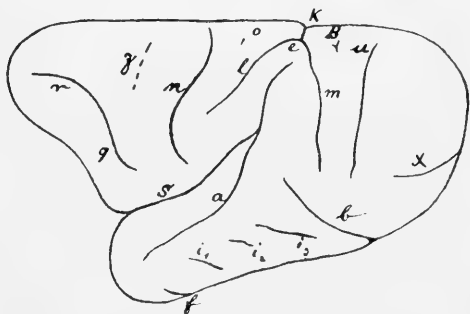


Fig. 3. *Brachyurus rubicundus*. Laterale Konvexität des Großhirns.

Eine weitere Furche beginnt auf der Basalfläche des Occipitallappens, zieht schräg lateral- und vorwärts, und biegt dann auf die laterale Konvexität über, um fast senkrecht auf die Parallelfurche zuzuziehen. Zwischen ihr und der letzteren bleibt eine breite Brückenwindung. Das vordere obere Ende liegt in sehr



charakteristischer Weise zwischen  $a$  und der unten zu beschreibenden Furche  $m$ . Im Ganzen beschreibt sie einen Bogen, dessen Konkavität nach oben gewendet ist. Wir bezeichnen diese Furche als  $b$ . Eine Homologisierung mit der Furche  $f$  des Hapalegehirns ist ausgeschlossen, da  $b$  viel zu weit hinten in den unteren Rand des Temporallappens (hinter der Einbuchtung dieses Randes) einschneidet. Vor  $b$  liegen 2 oder 3 kleine Furchen, welche in ihrer Verlaufsrichtung sehr wechseln, im ganzen aber der Furche  $a$  parallel ziehen. Wir bezeichnen dieselbe als  $i_1$ ,  $i_2$  und  $i_3$ .

Auf dem Temporallappen wird außerdem noch eine Furche sichtbar, welche bei weiterer Verlängerung ungefähr mit dem vorderen Ende von  $a$  zusammenstoßen würde; wir identifizieren sie mit der vordem erwähnten Furche  $f$ . Sie endet in sehr charakteristischer Weise stets zwischen  $y$  und  $i_1$ .

Oberhalb des hinteren Astes der Sylvischen Furche stoßen wir zunächst auf eine Furche, welche oberhalb des Anfangsteils des hinteren Astes der Sylvischen Furche beginnt, schräg nach hinten und oben aufsteigt, über dem hinteren oberen Ende der Parallelfurche einen Bogen beschreibt und sich dann fast senkrecht abwärts wendet. Bei Hapale ist von dieser Furche nur ein kleiner Teil, nämlich der Scheitel des Bogenstücks zuweilen wiederzufinden. In den Scheitel des Bogens mündet eine in den medialen Mantelrand einschneidende, genau transversal gestellte Furche, welche wir mit  $k$  bezeichnen und für welche bei den Arctopitheken jedes Homologon fehlt. Um nichts zu präjudizieren, geben wir der soeben beschriebenen, bogenförmig verlaufenden Furche in ihren verschiedenen Abschnitten verschiedene Bezeichnungen, und zwar bezeichnen wir den vor der Sylvischen Furche aufsteigenden Teil mit  $l$ , das Scheitelstück, entsprechend der bei Hapale gewählten Bezeichnung, mit  $e$ , den hinter der Parallelfurche absteigenden Schenkel mit  $m$ . Es erscheint diese getrennte Behandlung und Bezeichnung um so mehr geboten, als die Stelle, wo  $l$ ,  $e$ ,  $k$  und  $m$  zusammenstoßen, als eine tiefe Versenkung sich darstellt, welche wir an diesen Gehirnen näher zu untersuchen nicht in der Lage waren. Vor der Furche  $l$  begegnen wir einer weiteren, im ganzen von oben hinten nach unten vorn verlaufenden Furche. Auf einer unserer Hemisphären zeigt sie eine deutliche doppelte Krümmung, eine obere mit der Konvexität nach hinten, eine untere mit der Konvexität nach vorn. Bei den Arctopitheken findet sich keinerlei Homologon. Wir bezeichnen sie mit  $n$ . In die mediale Mantelkante schneidet sie nicht ein. Zwischen ihr

und der Furche  $l$  resp.  $e$  ist eine weitere Furche auf einer Hemisphäre angedeutet ( $o$ ). Vor  $n$  liegt auf einer Hemisphäre eine zu  $n$  annähernd parallel gestellte Furche, welche mit  $z$  bezeichnet wird.

Auf allen Hemisphären von *Brachyurus* liegt der Kante der Orbitalfläche parallel eine tiefe Furche, welche oberhalb des Anfangsstücks der Sylvischen Furche beginnt, schräg nach vorn oben aufsteigt und dann in scharfem Winkel oder im Bogen umbiegend annähernd horizontal zum Stirnpol verläuft. Wir bezeichnen ihr erstes Stück mit  $q$ , ihr vorderes mit  $r$ .

Auf der Orbitalfläche finden wir zwei parallel und sagittal gestellte Furchen, welche durch einen Querast verbunden sind. Die laterale schneidet nicht in die laterale Konvexität ein. Sie entspricht unserer Furche  $h$ , die mediale der Furche  $g$ . Die quergestellte Verbindungsfurche von  $g$  und  $h$  bezeichnen wir als  $t$ .

Im Occipitallappen ist eine ziemlich tiefe Furche gelegen, welche wir als  $u$  bezeichnen und welche fast genau transversal verläuft. Ihr mediales Ende trifft die Mantelkante nicht. Denkt man sich die Furche bis zur Mantelkante verlängert, so würde sie zwischen den in die Mantelkante einschneidenden Gabelästen der alsbald näher zu schildernden Furche  $c$  enden. Auf 2 Hemisphären, welche auch sonst viele Abweichungen darboten (Vorhandensein von  $z$ ) findet sich insofern eine Abweichung, als die Furche  $m$  nur sehr kurz ist und die Furche  $u$  an ihrem unteren Ende im Bogen nach vorn umbiegt. Auf der einen Hemisphäre liegt hinter  $u$  noch eine Furche, welche schräg nach hinten oben verläuft. Wir bezeichnen diese Furche als  $x$ . Endlich ist zwischen  $u$  und  $e$  eine kleine Furche  $B$  angedeutet.

Auf der medialen Fläche (s. Fig. 4) ist die Furche  $d$  vorhanden, die vor dem Genu des Balkens beginnt und unter mannigfachen Knickungen im ganzen horizontal nach hinten zieht, um hinter dem Splenium des Balkens zu enden. Eine Abbiegung des Endstücks zur medialen Mantelkante, wie wir sie bei *Midas oedipus*

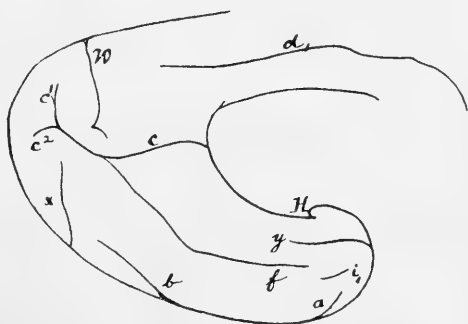


Fig. 4. *Brachyurus rubicundus*. Medialfläche.

fanden, existiert auf unseren Gehirnen nicht. Richtiger werden wir also die Furche nur als  $d_i$  bezeichnen.

Occipitalwärts vom Splenium steigt eine längere, etwa in gleicher Höhe mit ihm beginnende Furche zur Mantelkante auf. Wir bezeichnen dieselbe als  $w$ . Sie schneidet in die Mantelkante und setzt sich auf der Konvexität in die Furche  $k$  fort. Ob zwischen  $k$  und  $w$  ein direkter Zusammenhang besteht, müssen wir ebenso unentschieden lassen wie die Frage nach dem Zusammenhang von  $k$ ,  $e$ ,  $l$  und  $m$ . Das untere Ende der Furche zeigt regelmäßig eine Umbiegung nach vorn. Unterhalb dieser Umbiegung verläuft die Furche  $c$  annähernd horizontal von dem Sulcus corporis callosi zum Occipitalpol, um hier mit zwei Gabelästen  $c_1$  und  $c_2$ , welche die Mantelkante nicht erreichen, zu enden. Wir lassen dahingestellt, ob der Zusammenhang der Furche  $c$  mit dem Sulc. corporis callosi wirklich besteht oder nur ein scheinbarer ist. Die wichtige topographische Beziehung der Gabeläste von  $c$  zu der Furche  $u$  wurde oben bereits erwähnt. Der obere Gabelast verläuft ziemlich senkrecht, der untere annähernd horizontal. Unterhalb der gebogenen Teilung der Furche  $c$  zieht die Furche  $x$ , welche auf der lateralen Konvexität bereits erwähnt wurde, schräg nach hinten unten. Sie zieht auf diesem Wege am hinteren Ende der Furche  $b$  vorüber.

Aus der Furche  $c$  entspringt vor ihrer Teilung — allerdings wohl nur scheinbar — eine Furche, welche offenbar der Furche  $f$  homolog ist und sich nach anfangs absteigendem Verlauf schließlich in horizontalem Verlauf auf die Basalfläche des Temporalappens fortsetzt. Ihr vorderes Ende liegt zwischen  $i$  und der sofort zu beschreibenden Furche  $y$ . Die letztere schneidet in den Temporalpol in horizontaler Richtung ein, ihr vorderes Ende läßt sich bis in die Fossa Sylvii verfolgen, ihr hinteres Ende liegt lateralwärts von dem Einschnitt der F. hippocampi in den Uncus.

Die wesentlichsten Eigentümlichkeiten des Brachyurusgehirnes sind somit:

1) die enorme Verlängerung der Parallelfurche bis in die Fortsetzung des hinteren Astes der Sylvischen Furche.

2) Die Entwicklung der Furche  $l$  zu der bogenförmigen Furche  $l + e + m$ .

3) Das Auftreten der Furchen  $n$ ,  $z$ ,  $b$  und  $q + r$ .

4) Das Auftreten einer Furche  $w + k$ , welche in die sub 2) erwähnte Bogenfurche mündet.

5) Das Auftreten der Occipitalfurchen *u* und *x*.

6) Die gabelige Spaltung der Furche *c* an ihrem hinteren Ende.

Ob die Furchen *y* und *f* bei *Brachyurus* wesentliche Abweichungen besitzen von den homologen bei den *Arctopitheken*, muß dahingestellt bleiben.

## 2. *Pithecia*.

Von *Pithecia monachus*<sup>1)</sup> standen uns 4 Hemisphären zur Verfügung, 2 von *Pithecia albinasa* und ebenso viele von *Pithecia satanas*.

Der hintere Ast der Sylvischen Furche (s. Fig. 5) zeigt die nach aufwärts gerichtete Krümmung im hinteren Abschnitt weniger

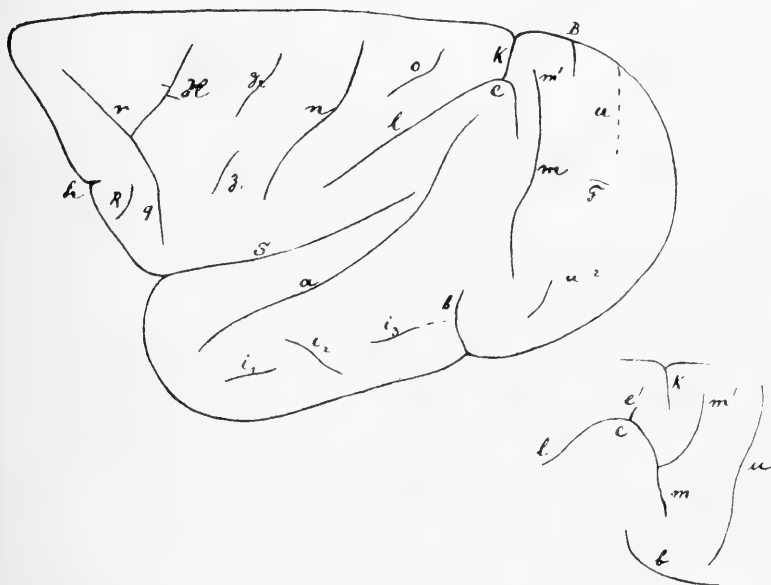


Fig. 5. Gehirn von *Pithecia albinasa*. Laterale Konvexität. Die Furche *u* ist gestrichelt eingetragen, weil sie bei *P. albinasa* fehlt; sie ist so eingezeichnet, wie sie bei *P. satanas* liegt. Rechts unten ist die Lage der Parietalfurchen bei *Pithecia monachus* angegeben.

deutlich. Die Furche *a* verläuft gerade so wie bei *Brachyurus*, sie nähert sich dem hinteren Ende der vorgenannten Furche, ohne jedoch auch nur scheinbar mit ihr zu verschmelzen. Die Furche *b* reicht außer bei *P. albinasa* kaum auf die Basalfläche hinüber

1) Vgl. FLOWER, On the anatomy of *Pithecia monachus*. Proc. of the Zool. Soc. of London 1862.

und wendet sich mit ihrem Hauptast auf den meisten Hemisphären, ähnlich wie wir es bei *Brachyurus* fanden, schräg nach oben und vorn, so daß ihr Ende zwischen die Furche *a* und die Furche *m* zu liegen kommt. Auf einigen Hemisphären kommt es zu scheinbaren Verbindungen der Furche *b* mit der Furche *m* und namentlich mit der Furche *i*. Die letztere besteht bald aus drei getrennten Teilen, von welchen der mittelste quergestellt ist, bald aus zweien — es fehlt dann der mittlere — bald endlich ist nur der hinterste Teil ausgebildet<sup>1)</sup>. Das basale Ende der Furche *b* ist zwischen der Furche *f* und der Furche *x* gelegen.

Die drei Furchen *l* + *e* + *m* verhalten sich scheinbar bei *Pithecia* zumeist wie bei *Brachyurus*, nur scheint der absteigende Schenkel dieses ganzen Furchensystems sehr kurz, bei *Pithecia albinasa* und *P. satanas* liegt hinter dem kurzen absteigenden Schenkel eine weitere Furche, welche ihm parallel läuft und sich weit abwärts bis hinter die Furche *b* erstreckt. Die letztgenannte Furche hat daher in ihrem Verlauf und in ihrer Lage viele Ähnlichkeit mit der Varietät, welche wir bei 2 Hemisphären von *Brachyurus rubicundus* beobachtet haben<sup>2)</sup>. Man könnte zunächst geneigt sein, die Furche mit der bei den übrigen *Brachyurus*gehirnen beschriebenen Furche *u* zu homologisieren. Wir halten eine solche Deutung für verfehlt, denn für die Furche *u* ist charakteristisch, daß ihre Verlängerung die Mantelkante zwischen den beiden Gabelästen der Furche *c* trifft, während die soeben bei *Pithecia albinasa* und *P. satanas* beschriebene Furche stets vor dem vorderen Gabelast der Furche *c* die Mantelkante schneidet. Es kommt hinzu, daß bei *P. satanas* außer der in Rede stehenden Furche noch die Furche *u* in ihrer typischen Lage deutlich ausgebildet ist. Wir rechnen auf Grund dieses Thatbestandes den kurzen absteigenden Schenkel des Systems noch zu *e* und fassen die diesem parallel verlaufende lange Furche als *m* auf.

Bei *Pithecia monachus* ist das System *l* + *e* + *m*

---

1) Auf der FLOWER'schen Abbildung fehlt *i* ganz. Als *b* ist offenbar die Furche unterhalb der mit 14 bezeichneten Windung anzusehen. In der Kerbe des temporalen Mantelrandes liegt bei *P. albinasa* *b*, bei *Pithecia monachus* *f*.

2) Wir haben geradezu an die Möglichkeit gedacht, daß dies in der Sammlung des College of Surgeons befindliche Gehirn infolge eines Irrtums fälschlich *Brachyurus* zugeschrieben worden sei und thatsächlich vielmehr von einer *Pithecia*art stamme.



ebenso wie bei den meisten Brachyurusgehirnen ausgebildet, hingegen entwickelt das System hier zwei Spitzenfortsätze. Der erste dieser Spitzenfortsätze entspricht dem Scheitel von  $e$ , der zweite setzt den absteigenden Schenkel  $m$  nach hinten und oben fort. Wir bezeichnen den ersteren als  $e'$  den letzteren als  $m'$ <sup>1)</sup>.

Die Furche  $k$  mündet bei *P. albinasa* und *P. satanas* ganz ebenso, wie wir es bei *Brachyurus* feststellten, wenigstens scheinbar in den Scheitel von  $l$ , bei *P. monachus* endet  $k$  frei zwischen den Spitzenfortsätzen  $e'$  und  $m'$ . Leider waren wir auch bei *Pithecia albinasa* und *P. satanas* nicht in der Lage, durch tieferes Eindringen in die Tiefe die genaueren Übergänge, resp. Beziehungen zwischen  $l$ ,  $e$ ,  $m$  und  $k$  festzustellen. Die Wahrscheinlichkeit spricht offenbar dafür, daß bei beiden Arten in der Tiefe ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie bei *P. monachus* oberflächlich zu Tage treten. Danach würde anzunehmen sein, daß bei den erstgenannten  $k$  mit  $e'$  zu einer Furche scheinbar verschmilzt, also von  $e'$  nur durch eine Tiefenwindung getrennt ist. Ferner ist anzunehmen, daß der Zusammenhang des absteigenden Schenkels von  $e$  mit  $m$  und  $m_1$  bei *P. monachus* nur scheinbar ist, und daß thatsächlich eine Tiefenwindung den ersteren von der Furche  $m + m'$  trennt.

Die Furche  $n$ <sup>2)</sup> zeigt bei sämtlichen *Pithecia*arten einen ähnlichen Verlauf wie bei *Brachyurus rubicundus*, ihr unteres Ende weicht stets etwas nach hinten ab. Hinter ihr findet sich bei *P. satanas* und *albinasa* eine kurze Parallelfurche  $o$ , welche offenbar der obenerwähnten Furche des *Brachyurus*gehirns entspricht. Vor der Furche  $n$  ist zunächst stets die Furche  $q + r$  deutlich ausgeprägt; Varietäten bestehen nur insofern, als der Winkel zwischen  $q$  und  $r$  bald sehr flach ist, bald mehr einem rechten sich nähert. Da, wo beide zusammenstoßen, fanden wir bei allen *Pitheciagehirnen* mit Ausnahme einer einzigen Hemisphäre von *P. monachus* einen nach oben hinten abgehenden, bald kürzeren, bald längeren Ast, den wir mit  $H$  bezeichnen. Bei *P. albinasa* erreicht dieser Fortsatz fast die mediane Mantelkante. Zwischen  $H$ <sup>3)</sup> und  $n$  findet sich bei *P. albinasa* eine Zwischenfurche, welche offenbar  $z$  homolog

1) Auf der Abbildung FLOWER's geht  $e$  direkt in  $m$  über; letztere Furche ist auffällig kurz.

2) Ihr Auftreten bei *Pithecia* bezeugt — ohne weitere Detailangaben — auch TURNER (l. c. S. 42).

3) Auf der rechten Hemisphäre des von FLOWER abgebildeten Gehirnes fehlt  $H$  vollständig.

ist. Zu erwähnen ist noch, daß auf einer Hemisphäre derselben Art die Furche  $r$  außer dem Ast  $H$  noch einen schwächeren und kürzeren Ast nach hinten oben etwa in der Mitte ihres Verlaufs abgiebt, sowie endlich, daß bei derselben Art unterhalb der Furche  $q+r$  in dem oberhalb des Abganges des hinteren Astes der Sylvischen Furche gelegenen Lappen eine kleine, aber tiefe Furche von annähernd transversalem Verlauf auftritt, wir bezeichnen <sup>1)</sup> sie mit  $z_1$ . Endlich bezeichnen wir eine seichte Furche, welche vor  $q$  gelegen ist, als  $R$ . Sie findet sich nur bei *P. albinasa*.

Auf der Orbitalfläche ist die H-förmige Anordnung der Furchen nicht deutlich zu erkennen. Die mediale Furche  $g$  ist schwächer ausgebildet als die laterale, das Querstück  $t$  haben wir nie vermißt, das hintere Ende von  $h$  schneidet bei *P. albinasa* in die laterale Konvexität ein, bei *Pithecia monachus* nicht <sup>2)</sup>.

Im Occipitallappen ist des Verhaltens von  $u$  bereits gedacht worden. Bei *P. albinasa* schneidet hinter  $k$  eine auf der Medialfläche beginnende Furche ein, um auf der lateralen Konvexität hinter  $m_1$  zu endigen. Wir bezeichnen dieselbe als  $B$ . Bei *P. albinasa* findet sich außerdem eine sagittal verlaufende kurze, seichte Furche, welche wir als  $F$  bezeichnen. Vielleicht ist sie übrigens der Furche  $x$  des Brachyurusgehirns homolog. Die Furche  $u$  ist bei dieser Art nur andeutungsweise in einer seichten Furche hinter dem unteren Ende von  $m$  zu erkennen.

Die Medialfläche (Fig. 6) zeigt stets eine deutlich ent-

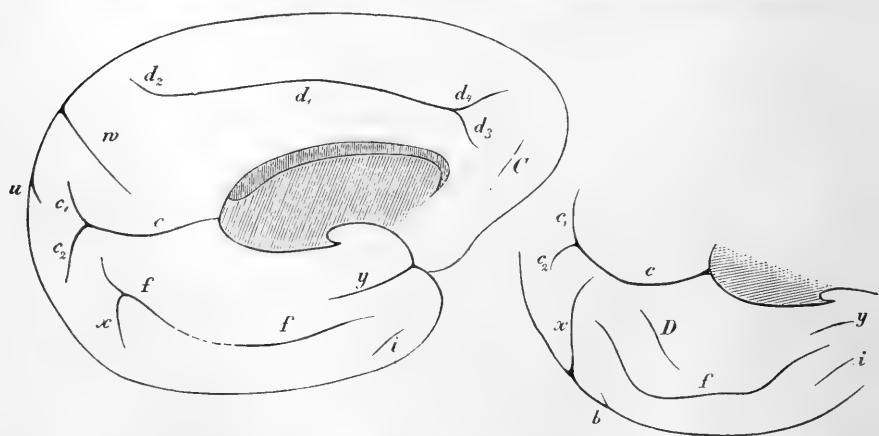


Fig. 6. *Pithecia monachus*. Medialfläche. Rechts unten ist ein Teil der Medialfläche von *P. albinasa* dargestellt.

- 1) Die oben erwähnte Furche ist daher auf der Figur mit  $z_2$  bezeichnet.
- 2) Vgl. FLOWER's Abbildung.

wickelte Furche  $d$ ; an ihrem vorderen Ende biegt sie zur Mantelkante auf. An der Stelle der Umbiegung giebt sie einen seichten Ast nach vorn unten ab, den wir mit  $d_3$  bezeichnen, während wir die vordere Abbiegung nach oben  $d_4$  nennen. Vor dem Knie des Balkens liegt eine von unten hinten nach vorn oben aufsteigende Furche,  $C^1$ ). Das hintere Ende von  $d$  ( $d_2$ ) biegt zur Mantelkante auf und erreicht bei *P. monachus* und *P. satanas* noch eben die laterale Konvexität. Hinter diesem aufsteigenden hinteren Endast  $d_2$  der Furche  $d$  schneidet in nahezu senkrechter Richtung die Furche  $w$  in die Mantelkante ein, um sich allem Anschein nach in die Furche  $k$  der lateralen Konvexität direkt fortzusetzen. Am unteren Ende biegt  $w$  auf der FLOWER'schen Abbildung stark nach vorn ab; auch findet sich oberhalb des Spleniums noch eine kleine Furche  $K$ . Hinter  $w$  finden wir die Furche  $B$  bei *P. albinasa* wieder. Die Furche  $c$  entspringt scheinbar aus der *F. corporis callosi* und zeigt in ihrem Verlauf eine deutliche winklige Abbiegung nach oben. Das Verhalten ihrer Endäste zur Furche  $u$  wurde bereits erwähnt. Unterhalb der Endgabel schneidet eine Furche ein, welche schräg nach oben und zugleich etwas nach vorn verläuft. Sie entspricht der Furche  $x$  des Brachyurusgehirns. Sie findet sich nur bei *Pithecia albinasa*. Mit der obenerwähnten Furche  $F$  hängt sie nicht zusammen. Wir glauben jedoch trotzdem beide als Teilstücke einer Furche, nämlich der Furche  $x$  auffassen zu sollen. Den nächsten Einschnitt bildet die Furche  $f$ , soweit sie überhaupt die Mantelkante erreicht. Die Furche  $f$  liegt ähnlich wie bei *Brachyurus*; von  $c$  ist sie durch eine breite oberflächliche Windung getrennt. Die Rindenfläche zwischen  $c$  und  $f$  läßt eine seichte Sekundärfurche  $D$  erkennen. Im ganzen stellt die Furche  $f$  einen nach oben konvexen Bogen dar. Ihr vorderes Ende liegt zwischen  $y$  und  $i$ . Auf einer Hemisphäre von *Pithecia monachus* zerfällt  $f$  in 2 Stücke; in das hintere derselben mündet die kurze Furche  $x$  ein. Der Einschnitt der Furche  $b$  ist bei *P. albinasa* zwischen  $x$  und dem Knie von  $f$  gelegen. Die Haupteigentümlichkeiten des *Pitheciagehirns* sind demnach folgende:

1) Trennung der Furche  $m$  von  $e$  und  $k$  (bei *P. albinasa* und *P. satanas*) und der Furche  $k$  von  $e$  und  $m$  (bei *P. monachus*) durch eine oberflächliche Brückenwindung.

---

1) Bei FLOWER fehlt dieselbe auffälliger Weise.

2) das Auftreten mehrfacher Nebenfurchen im Bereich der Furche  $q+r^1$ ).

### 3. Nyctipithecus.

In der Litteratur finden wir Angaben über das Gehirn von Nyctipithecus nur bei GRATIOLET, welcher die obere, untere und Seitenfläche eines Nyctipithecus Duruculi (*N. trivirgatus* GRAY) abbildet. Uns selbst standen 8 Hemisphären von Nyctipithecus felinus SPIX zur Verfügung. Die Sylvische Furche (Fig. 7) bietet, abgesehen von ihrer auffälligen Länge, keine Besonder-

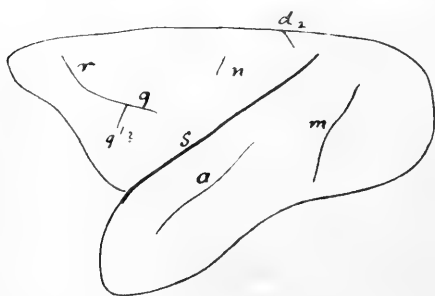


Fig. 7. Nyctipithecus felinus. Laterale Konvexität.

heiten. Die Furche  $a$  unterhalb derselben ist gebildet wie bei Midas und Hapale, d. h. sie bleibt an Länge weit hinter  $s$  zurück. Im Temporo-occipitallappen findet sich auf der lateralen Konvexität außer  $a$  nur noch eine Furche, welche schräg von unten vorn nach hinten oben aufsteigt.

Ihr vorderes unteres Ende erreicht die Basalfläche nicht, das obere hintere Endstück verläuft der Sylvischen Furche fast parallel. Man könnte zunächst geneigt sein, diese Furche mit  $b$  zu homologisieren. Wir halten dies jedoch für nicht angängig, da die Furche im ganzen zu weit hinten liegt und in ihrer Richtung  $b$  zu wenig entspricht, und möchten vielmehr die in Rede stehende Furche mit der Furche  $m$  homologisieren. Sie hat mit dieser gemein, daß sie im untersten Teil steiler aufsteigt und weiter oben in stumpfem Winkel mehr schräg nach hinten abbiegt. Selbstverständlich ist nicht ausgeschlossen, daß diese auffällige Furche des Nyctipithecusgehirns in ihrem unteren Abschnitt  $b$ , in ihrem oberen  $m$  entspricht. GRATIOLET bildet auf seiner Seitenansicht des Nyctipithecusgehirns eine kurze Furche ab, welche quer vor dem hinteren Ende der Furche  $a$  verläuft und noch vor einer durch den hinteren Endpunkt der Sylvischen Furche gezogenen

1) Die FLOWER'sche Nomenclatur ist folgende:  $q+r$  = supero-frontal,  $n$  = postero-parietal,  $a$  = antero-temporal,  $k$  = temporo-occipital (z. T. scheint FL. auch  $m$  und  $b$  zu dieser Furche zu rechnen, p. 330),  $w$  = occipito-parietal,  $f$  = collateral,  $d$  = calloso-marginal.

Vertikallinie gelegen ist. Es fällt auf, daß auf der Dorsalansicht desselben Gehirns diese Furche fehlt. Außerdem zeichnet GRATIOLET auf der Lateralfläche noch mehrere seichte Furchen, welche er selbst als Gefäßfurchen betrachtet zu haben scheint. Da der Text der GRATIOLET'schen Abhandlung jede Erklärung vermissen läßt, so sehen wir von einer Deutung der von ihm gezeichneten Furchen ab.

Vor der Sylvischen Furche liegen zwei tiefere Furchen. Die eine entspricht offenbar der Furche *n* des Gehirnes von *Brachyurus* und *Pithecia*, doch ist sie erheblich kürzer als bei diesen Gattungen. Die zweite Furche entspricht den Furchen *q* und *r* des Gehirnes von *Brachyurus* und *Pithecia*. Eine Abweichung besteht nur insofern, als *q* sagittaler und *r* senkrechter verläuft. Dem entsprechend stoßen *q* und *r* in einem nach hinten oben offenen stumpfen Winkel zusammen. Es mag dies damit zusammenhängen, daß die Orbitalfläche des *Nyctipithecus*gehirns senkrechter gestellt ist als diejenigen des *Brachyurus*- und *Pithecia*gehirns. Ein oberer Fortsatz *H* fehlt, hingegen findet sich ein aus dem Scheitel des Winkels abwärts ziehender kurzer Fortsatz, welchen wir als *q'* bezeichnen.

Auf der Medialfläche erreicht die Furche *d* in der Regel die Mantelkante nicht, oder, mit anderen Worten, ist die Furche im wesentlichen auf das horizontale Stück *d*<sub>1</sub> beschränkt.

Bei einer einzigen Hemisphäre geht *d*<sub>1</sub> in einen stark entwickelten aufsteigenden Schenkel *d*<sub>2</sub> über, welcher die laterale Konvexität erreicht. Die Furche *c* entspricht durchaus derselben Furche des Gehirns von *Pithecia* und *Brachyurus*, nur vermissen wir die winklige Biegung des Stammteils

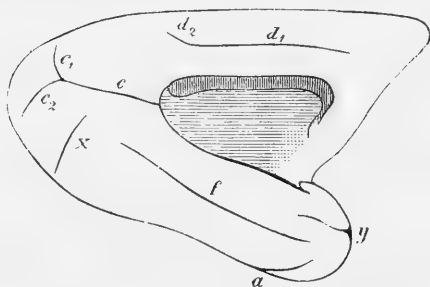


Fig. 8. *Nyctipithecus felinus*. Medialfläche.

der Furche. Stets fanden wir zwei gabelförmig auseinanderweichende Endäste. Der Stammteil mündet vorn — wenigstens scheinbar — in den Sulcus corporis callosi. Auf einer Hemisphäre mündete ausnahmsweise die Furche *c* oberhalb des Balkenwulstes in den Sulcus corporis callosi. Die Furche *f* läßt ebenfalls die winklige Biegung, welche wir bei *Pithecia* und *Brachyurus* fanden, vermissen <sup>1)</sup>. Sie

1) Auf der Abbildung GRATIOLET's ist sie schwach angedeutet.

gehört ganz der Basalfäche an. Von den Furchen *W* und *k* ist nichts zu finden. Schwierig ist die Deutung einer Furche, welche dem unteren Endast der Furche *c* parallel läuft. Es liegt am nächsten, daran zu denken, daß es sich um die Furche *x* des Pithecia- und Brachyurusgehirns handelt. Die Furche *y* kehrt bei Nyctipithecus in derselben Lage wie bei den früher betrachteten Gattungen wieder.

Charakteristisch für das Nyctipithecusgehirn ist somit folgendes:

1) Das Fehlen der Furchen *w*, *k*, *e* und *l* und wahrscheinlich auch *b*.

2) Die Kürze der Furche *a*.

Wir glauben nicht fehlzugehen, wenn wir beides mit der Kleinheit des Gehirns in Zusammenhang bringen.

#### 4. Callithrix.

Es standen uns je 2 Hemisphären von *Callithrix nigrifrons* und *Call. brunnea* zur Verfügung. Die Litteraturan-  
gaben beschränken sich auf 3 Abbildungen eines Gehirns von *Call. moloch* GEOFFR. bei GRATIOLET und eine Notiz bei BISCHOFF<sup>1)</sup>. Auf unseren Gehirnen (Fig. 9), ebenso wie auf der GRATIOLET'schen Darstellung biegt das obere Ende des Ramus



Fig. 9. *Callithrix nigrifrons*. Laterale Konvexität. *x* ist nach einem Gehirn von *C. brunnea* eingetragen.

posterior der Sylvischen Furche leicht nach oben ab. Die Furche *a* läuft bei *C. brunnea* und *C. moloch* der Sylvischen Furche genau parallel und ist auch etwa so lang wie diese. Bei *C. nigrifrons* überragt sie die Sylvische Furche und gelangt in einer durchaus an Pithecia und Brachyurus erinnernden Weise durch eine steilere Abbiegung nach oben in die Flucht der Sylvischen Furche. Die Furche *i* ist

1) BISCHOFF, Die Großhirnwindungen des Menschen mit Berücksichtigung ihrer Entwicklung bei dem Fötus und ihre Anordnung bei den Affen. Abhandl. der math.-physik. Klasse der Kgl. bayr. Akad. der Wissensch., Bd. X, 1870, S. 477. — Neuerdings kam uns auch die Abbildung CUNNINGHAM's (Surface Anatomy of the Primate Cerebrum, p. 281) zu Gesicht. Dieselbe weicht in ganz auffälliger Weise von allen Hemisphären, welche wir untersucht haben, ab und ähnelt in hohem Maße der Abbildung, welche wir von Brachyurus gegeben haben. S. unten.

bei *Callithrix nigrifrons* am Pole des Temporallappens leicht angedeutet. Die Furche *f* schneidet als schwache Kerbe in den unteren Rand der lateralen Konvexität ein. Bei *C. moloch* ist dieser Einschnitt stärker entwickelt und zieht auf der lateralen Konvexität annähernd horizontal nach vorn.

Im Scheitelteil des Gehirns finden wir die Furchen *l* und *e* des Pitheciagehirns wieder. Die Furche *m* fanden wir nur sehr schwach angedeutet, bei *C. brunnea* etwas stärker als bei *C. nigrifrons*. Die Furche *n* findet sich, wenn auch seicht, auf allen Hemisphären, nur auf der linken Hemisphäre des von GRATIOLET gezeichneten Gehirns scheint sie zu fehlen. Die Unrichtigkeit der BISCHOFF'schen Angabe, daß eine Spur dieser Furche unter den niederen Affen nur bei *Callithrix* und *Chrysothrix* sich finde, ergibt sich aus den vorstehenden Ausführungen über die Gehirne von *Brachyurus*, *Pithecia* und *Nyctipithecus*. Auch die weitere Angabe BISCHOFF's, daß der hintere aufsteigende Schenkel der Fossa Sylvii bei beiden Gattungen (*Callithrix* und *Chrysothrix*) durch die ganze äußere Fläche der Hemisphäre bis zu der großen Längsfurche und bis in die *F. perpendicularis interna* (welche unseren Furchen *k + w* entsprechen würde) durchgreife, ist nur für *Chrysothrix* zutreffend. Bei *Callithrix* liegen die Furchen *e + l* und zwei breite Übergangswindungen zwischen der medianen Mantelkante und dem hinteren Ende von *S*. Im Stirnteile ist bei *Call. nigrifrons* die Furche *z* angedeutet. Die Furche *q + r* ist sehr deutlich entwickelt. Bei *Call. nigrifrons* sind die Teile *q* und *r* nicht deutlich von einander geschieden: Es findet sich nur eine einheitliche, der lateralen Kante der Orbitalfläche parallel verlaufende Furche. Bei *Call. brunnea* ist *q* senkrecht gestellt. Nahe dem oberen Ende von *q* — nicht aus dieser Furche — entspringt *r* und verläuft der lateralen Kante der Orbitalfläche parallel nach vorn. An seinem vorderen Ende giebt *r* einen Ast nach oben ab, welcher vielleicht einem der bei *Pithecia* beschriebenen oberen Seitenäste der Furche *r* entspricht. Bei *Call. moloch* liegt *q + r* ähnlich wie bei *C. nigrifrons*<sup>1)</sup>.

1) Unser höchstes Befremden hat die Abbildung erregt, welche CUNNINGHAM in seinem Werke: „Contributions to the surface anatomy of the Primate cerebrum“ Seite 281 von einem *Callithrix*gehirn giebt. Auf keiner der uns zur Verfügung stehenden 6 Hemisphären fanden wir eine auch nur einigermaßen ähnliche Anordnung der Furchen. Speziell ist die tiefe, ein occipitales Operculum abgrenzende Furche,

Im Occipitalteil findet sich bei *C. brunnea* eine Furche, welche der Furche *x* des Gehirns von *Brachyurus* und vielleicht auch der Furche *F* des Gehirns von *P. albinasa* entspricht. Auf der Orbitalfläche finden sich bei *C. moloch* die Furchen *g* und *t* auf beiden Hemisphären. Auf der linken ist auch *h* angedeutet. Bei *C. brunnea* finden sich nur *g* und *t*.

Auf der Medialfläche (Fig. 10) schneidet *d* nicht in die Mantelkante ein. Die Furche *c* hat zwei gabelige Endäste und zeigt eine schwache Biegung im Stammteil. Zwischen dem hinteren Ende von *d*<sub>1</sub> und dem oberen Gabelast von *c* steigt eine kurze Furche senkrecht auf, ohne die Mantelkante zu erreichen, sie entspricht *w*. Die Furche *y* liegt genau so wie bei den seither beschriebenen Gattungen. Auf bei-

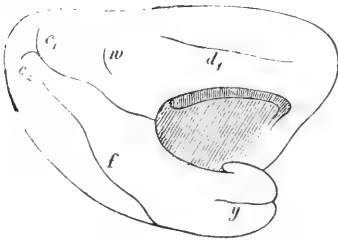


Fig. 10. *Callithrix nigrifrons*. Medialfläche.

den Hemisphären von GRATIOLET'S *Call. moloch* endet sie hinten mit zwei Gabelästen, welche das vordere Ende der Furche *f* umfassen. Letztere Furche ist sehr verschieden entwickelt. Bei *C. brunnea* ist sie sehr kurz und fast ganz auf die basale Fläche beschränkt, bei *C. nigrifrons* und *moloch* schneidet sie, wie bereits erwähnt, in die laterale Konvexität ein. Auf der rechten Hemisphäre des Gehirns von *C. moloch* liegt zwischen *c* und *f* eine seichte Zwischenfurche, welche vielleicht der Furche *D* des Gehirns von *Pithecia albinasa* entspricht.

Die charakteristischen Eigentümlichkeiten der Hirnfurchung von *Callithrix* sind <sup>1)</sup>:

1) Die stärkere Entwicklung der Furche *a*; in dieser Beziehung bildet *Callithrix* den Übergang zwischen *Nyctipithecus*, *Hapale* und *Midas* einerseits und *Brachyurus* und *Pithecia* andererseits;

welche CUNNINGHAM abbildet, auf keiner unserer Hemisphären auch nur andeutungsweise vorhanden. Leider unterläßt CUNNINGHAM hier, wie auch sonst oft in seinem Werke jede genauere Angabe der Species. Wir können in diesem Falle die Vermutung nicht unterdrücken, daß das von CUNNINGHAM abgebildete Gehirn nicht zu *Callithrix* gehört.

1) Die berühmten Auseinandersetzungen GRATIOLET's über das Gehirn von *Callitriche* beziehen sich natürlich nicht auf *Callithrix*, sondern auf *Cercopithecus callotrichos* (s. *sabaeus*) l. c. S. 22—34.



- 2) Auftreten einer seichten Furche  $n$ ;
- 3) starke Ausbildung der Furchen  $l$  und  $e$ , schwache oder fehlende der Furche  $m$ ; Beschränkung der Furche  $w$  auf die Medialfläche und Fehlen von  $k$ ;
- 4) schwache Entwicklung der Occipitalfurchen der lateralen Konvexität;
- 5) Fehlen von  $b$ .

### 5. Chrysothrix.

Zur Verfügung standen uns 4 Hemisphären von *Chrysothrix sciureus* WAGNER. In der Litteratur findet sich außer bei GRATIOLET nur bei BICHOFF <sup>1)</sup> eine auf das Saimirigehirn bezügliche Angabe.

Am charakteristischsten ist eine Furche, welche das Temporal- und Occipitalhirn vollständig von dem Parietal- und Frontalhirn trennt. Diese Furche entspricht offenbar in ihrem unteren Abschnitt dem hinteren aufsteigenden Ast der Sylvischen Furche. Das in die Mantelkante einschneidende Endstück entspricht jedenfalls der Furche  $k$ . Ob das Mittelstück der ganzen Furche  $l$  entspricht, oder teils  $k$ , teils  $S$  zuzurechnen ist, konnten wir nicht entscheiden, da uns leider nicht vergönnt war, durch Eindringen in die Tiefe die genaueren Verhältnisse festzustellen. Die Furche  $a$  ist deutlich entwickelt, aber kurz. An ihrem oberen Ende biegt sie leicht nach vorn ab. Die Furche  $b$  finden wir in ihrer typischen Lage wieder. Eine seichtere Furche, welche annähernd transversal im vorderen Teil des Occipitallappens verläuft, entspricht wahrscheinlich der Furche  $m$ . Die Angaben BISCHOFF's über unsere Furchen  $S + k$  stimmen mit unseren Beobachtungen überein. Eine Furche  $n$  fanden wir jedoch nicht. Der Stirnteil des Gehirns war durch die Härtung zu sehr entstellt, als daß wir die Topographie der Furchen sicher festzustellen vermocht hätten.

Auf der Medialfläche biegt die Furche  $d$  über dem Splenium in stumpfem Winkel zur medianen Mantelkante auf, erreicht sie aber nicht; die Furche  $w$  ist ziemlich lang und tief und geht — wenigstens scheinbar — in die Furche  $k$  über. Die Furchen  $c$ ,  $f$  und  $y$  fanden wir in derselben Lage wie bei *Callithrix* wieder.

Als wesentlichste Eigentümlichkeit des *Callithrix*gehirns können wir sonach nur die Verschmelzung der Furchen  $S$ ,  $k$  und  $w$  anführen.

---

1) l. c. p. 447. Vgl. ferner die Abbildungen GRATIOLET's, Pl. XI, Fig. 4—6.

## c) Cebidae.

Wir besprechen hier die Gattungen *Cebus*, *Ateles*, *Lagothrix* und *Mycetes*.

1. *Cebus*.

Wir verfügten über folgendes Material:

- 1) *Cebus albifrons* GRAY, 4 Hemisphären.
- 2) *Cebus hypoleucus* GEOFFR., 4 Hemisphären.
- 3) *Cebus monachus* FISCHER, 3 Hemisphären.
- 4) *Cebus Apella* GEOFFR. (*C. fatuellus* L., *C. lunatus* KUHL), 10 Hemisphären.

Die Litteratur bietet zunächst eine Reihe Abbildungen des Gehirns von *Cebus capucinus* und *Cebus Apella* bei GRATIOLET <sup>1)</sup>. BROCA <sup>2)</sup> bildet in seiner Arbeit: „Sur les centres olfactifs“ die Besalfläche eines Gehirns von *Cebus Apella* ab. Weitere Angaben über das Gehirn der Cebiden im Allgemeinen finden sich in der großen Arbeit desselben Autors <sup>3)</sup> über „Le grand lobe limbique et la scissure limbique dans la série des mammifères“.

Die Abhandlung von FLOWER <sup>4)</sup> über den Hinterhauptslappen der Vierhänder enthält gleichfalls wertvolle Angaben, namentlich über die Furchen der Medialfläche.

Endlich verdanken wir CUNNINGHAM <sup>5)</sup> sehr ausführliche Darstellungen, sowohl in seiner älteren Arbeit über die Intraparietal-furche, wie in seinem neueren zusammenfassenden Werke über die Großhirnoberfläche der Primaten.

Die Furchen *S* und *a* (s. Fig. 11) liegen bei allen *Cebus*-gehirnen ähnlich wie bei *Brachyurus*. Schon BROCA erkannte, daß das Zusammenfließen beider Furchen nur scheinbar ist. Wir konnten dies an allen Hemisphären bestätigen, und zwar ergibt sich, daß die Sylvische Furche kurz ist und die Furche *a* durch

1) GRATIOLET, l. c., Pl. X, Fig. 7—10.

2) BROCA, Mémoires d'anthropologie, Tome V, publ. par le Dr. Pozzi, Paris 1888, p. 383.

3) BROCA, ibidem pag. 259. Die ältere Abbildung TIEDEMANN's eignet sich wegen ihrer offenbaren Ungenauigkeit nicht zum Vergleich.

4) FLOWER, On the posterior lobes of the cerebrum of the Quadruman. Philos. Transact. Lond. 1862.

5) CUNNINGHAM, The intraparietal sulcus of the brain. Journ. of Anat. and Physiol., 1890. — CUNNINGHAM, Contribution to the surface anatomy of the cerebral hemispheres, Royal Irish Acad., 1892,

eine Abbiegung nach vorn in die Verlaufsrichtung der ersteren gelangt. Die Furchen *b* und *x* fanden wir stets wieder.

Ihre Deutung ist leicht, wenn Verhältnisse vorliegen wie auf Fig. 12a, welche die Occipitalfurchen eines Gehirns von *Cebus albifrons* darstellt. Die Furche *b* hat hier ihre charakteristische Lage hinter der Einbuchtung des unteren Randes des Schläfenlappens und steigt in sehr charakteristischer Weise in den Raum zwischen *m* und *a* auf, während *x* durchaus hinter *m* liegt. Auf den meisten anderen Hemisphären, welche wir untersucht haben, ist die Entscheidung weit schwieriger. Bald fehlt *x* ganz, meist ist dann zugleich *b* etwas nach oben verschoben; bald ist *x* sehr stark entwickelt und *b* nur als eine leichte Kerbe an der typischen Stelle angedeutet. In dem letzteren Fall ist *x* meist zugleich etwas nach unten verschoben. Endlich ist zuweilen *m* sehr kurz und nur eine Furche im unteren Occipitallappen vorhanden, welche sowohl als *x* wie als *b* gedeutet werden kann. Stets schneidet sie in der Richtung von unten hinten nach oben vorn in den unteren Rand des Schläfenlappens ein. In ihrem weiteren Verlaufe auf dem Schläfenlappen gelangt sie meistens in den Zwischenraum zwischen der Furche *a* und der später zu erwähnenden Furche *m*. Dabei biegt sie zuweilen an ihrem oberen Ende leicht nach hinten ab. In anderen Fällen behält sie bis zum Schluß ihren nach vorn gerichteten Verlauf bei. Auf einem Gehirn von *Cebus lunatus* ist die Furche *b* an ihrem Ende gabelig geteilt. Der eine Ast wendet sich nach hinten oben, der andere, kürzere, fast horizontal nach vorn. Unterhalb der Furche *a* liegen ein oder zwei seichtere Furchen, welche als *i* zu bezeichnen sind. Auf einer Abbildung des Gehirns von *Cebus Apella* im Atlas von GRATIOLET zerfällt die Furche *i* sogar in drei Stücke. Derselbe Autor zeichnet bei *Cebus capucinus* einen Übergang des hintersten Teilstücks der Furche *i* in die Furche *a*. Wir möchten annehmen, daß dieser Übergang nur ein scheinbarer ist.

Oberhalb des Endes der Furche *a* gewahrt man bei oberflächlicher Betrachtung eine Bogenfurche, deren vorderer Schenkel vor der Furche *S* absteigt, während der hintere Schenkel hinter

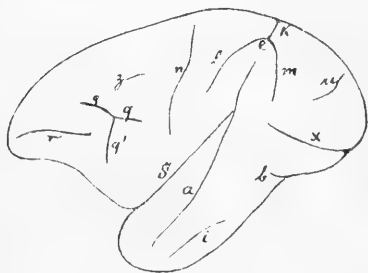


Fig. 11. *Cebus monachus*. Laterale Konvexität. (Natürliche Gröfse.)

der Furche *a* sich abwärts wendet und hinter der Furche *b* endet. Aus dem Scheitel des Bogens entspringt eine tiefe, in die mediale Mantelkante einschneidende, annähernd transversal gestellte Furche. Offenbar entspricht dieses Furchensystem unseren Furchen:  $l + e + m + k$ . Die transversale, aus dem Scheitel entspringende Furche, welche *k* entspricht, geht für die oberflächliche Betrachtung in die Furche *w* der Medialfläche über, und diese scheint an ihrem unteren Ende in scharfem Winkel nach vorn abzubiegen. Wir bezeichnen dieses letzte nach vorn verlaufende Furchenstück des ganzen Systems als *G*.

Geht man in die Tiefe der Furchen ein, so ergibt sich folgendes: Die Furche *l* läßt sich ohne Unterbrechung bis nahe zum Scheitel des oben erwähnten Bogens verfolgen und teilt sich dann in einen zur Mantelkante aufsteigenden Ast, welcher dem Spitzenfortsatz *e'* des Gehirns von *Pithecia* entspricht, und in einen bogenförmig das Ende der Furche *a* umkreisenden Ast, welcher *e* entspricht. Hinter dem absteigenden Schenkel von *e* finden wir in typischer Lage die Furche *m* wieder. Hinter dem Spitzenfortsatz *e'* schneidet die Furche  $w + k$  in die Mantelkante ein.

Der Übergang der Furche *w* in die Furche *G* ist nur ein scheinbarer (s. Fig. 12 b). Der ganze Furchenkomplex *e*, *e'* und *k* ist in der Nähe der Mantelkante in die Tiefe der Furche *m* versenkt. Diese Furche *m* liegt hinter *e* und dem Ende von *k* fast genau gegenüber.

Da die Furche *m* nicht senkrecht, sondern schräg nach hinten in die Hirnsubstanz einschneidet, so überwölbt der hinter *m* gelegene Rindenabschnitt den vor *m* gelegenen. Man bezeichnet diesen überwölbenden Teil des Occipitallappens als das Operculum des Occipitallappens<sup>1)</sup>.

Fig. 12 b. Das Furchensystem  $e + l + m$  u. s. f. nach Entfaltung des Operculums.



Fig. 12 a. Occipitalfurchen von *Cebus albifrons*.



1) Die Richtigkeit der vorangehenden Auffassung ergibt sich auch daraus, daß bei manchen *Cebus*arten, so bei *Cebus albifrons*, *Cebus monachus* und bei *Cebus hypoleucus* *m* bzw. *m'* und der absteigende Schenkel von *e* auch für die oberflächliche Betrachtung durch eine Übergangswindung getrennt sind (ähnlich wie bei *Pithecia albinasia*). CUNNINGHAM bildet in seinem öfter citierten Werk

Vergleicht man mit dieser Darstellung die Abbildungen GRATIOLET's, so kommt namentlich das Bild in Betracht, welches er von der lateralen Fläche eines Gehirns von *Cebus Apella* (Pl. XII, Fig. 12) giebt, bei welchem das Operculum durch einen flachen Schnitt abgetragen ist, sowie die analoge Abbildung des Gehirns von *Cebus capucinus* (Pl. VIII, Fig. 9).

Eine wesentliche Abweichung dieser GRATIOLET'schen Darstellung von der unserigen besteht nur insofern, als GRATIOLET auf der von dem Operculum überwölbten Rindenfläche eine weitere Furche angiebt, welche ziemlich genau der Linie entspricht, in welcher der vordere Rand des Operculums die von ihm überwölbte Rindenpartie berührt. Auf den von uns untersuchten Gehirnen existiert eine solche Furche nicht, und wir nehmen daher an, daß der Eindruck des vorderen Randes des Operculums auf der überwölbten vorderen Rindenfläche GRATIOLET eine Furche vorgetäuscht hat. Wenn demnach GRATIOLET sagt, daß der von ihm so benannte obere „pli de passage“ auf der Außenfläche des Gehirns fehle, so ist dies nur teilweise richtig. Allerdings existiert nur eine oberflächliche Übergangswindung zwischen dem vor und dem hinter der Furche *a* gelegenen Hirnteile, und diese eine oberflächliche Übergangswindung entspricht in der That unzweifelhaft der zweiten äußeren Übergangswindung GRATIOLET's. Dagegen hat GRATIOLET vollständig übersehen, daß zwischen unseren Furchen *e* und *m* und weiterhin zwischen *e'* und *k* resp. *w*, in der Tiefe von *m* verborgen, eine Windung existiert, welche aus der zweiten Übergangswindung einerseits um das Ende von *e'* herum nach vorn und andererseits um das Ende von *m*

p. 221 ff.) die Dorsalfläche eines Gehirns von *Cebus capucinus* und von *Cebus albifrons* ab. Er bezeichnet unsere Furche *m* als Affenspalte. Jedenfalls geht aus seiner Abbildung hervor, daß das System  $l + e + m$  sich bei *Cebus capucinus* ähnlich wie bei *Cebus lunatus* und *fatuellus* verhält, d. h. daß für die oberflächliche Betrachtung die 3 Furchen direkt ineinander übergehen. Bei *Cebus albifrons* fand C. keine oder nur eine sehr schwache Entwicklung des occipitalen Operculums, d. h. er fand, was wir auch gefunden haben, daß *m* nicht mit  $e + l$  verschmilzt (vgl. l. c. Fig. 46). Besonders interessant war uns auch die linke Hemisphäre des in Fig. 46 abgebildeten Gehirns von *Cebus albifrons*, weil hier auch *k* von *e* durch eine oberflächliche Übergangswindung getrennt ist. Das Vorkommen dieser Varietät spricht direkt für die Richtigkeit unserer Deutung. Auf die Thatsache, daß auf dieser Hemisphäre *e* außer dem Spitzenfortsatz *e'*, welcher vor *k* aufsteigt, einen weiteren hinter *k* aufsteigenden abgiebt, werden wir später zurückkommen.

herum nach hinten zieht. Freilich gehört diese Übergangswindung zum Teil der Medialfläche an, indessen entspricht sie doch unzweifelhaft in allen wesentlichen Eigenschaften der Definition, welche GRATIOLET selbst von seinem „pli de passage externe“ giebt. Schon jetzt möchten wir hierzu bemerken, daß die ganze Lehre von den Übergangswindungen zur Förderung der Erkenntnis wenig beigetragen hat, wie schon BISCHOFF hervorgehoben hat. So verführerisch die Annahme solcher Übergangswindungen in den Fällen ist, wo zwischen den gegenüberliegenden freien Enden zweier Furchen eine intermediäre Furche gelegen ist, so vollständig versagt dieses Schema der Übergangswindungen überall da, wo in einer Hirngegend mehr als zwei Furchen frei endigen, und gerade in dem Hirngebiet, für welches das GRATIOLET'sche Schema am häufigsten Anwendung gefunden hat, liegt der letzterwähnte Fall vor.

Vor der Furche  $l$  finden wir die Furche  $n$  in typischer Lage; letztere ist erheblich seichter als erstere. Zwischen beiden ist bei *C. lunatus*  $o$  als sagittal gestellte Furche angedeutet, bei allen anderen Arten fehlt  $o$ <sup>1)</sup>.

Im Stirnhirn<sup>2)</sup> kehrt bei allen Cebusgehirnen dieselbe Furchen-anordnung gleichmäßig wieder (vgl. auch CUNNINGHAM Fig. 64). Zunächst ist meistens die Furche  $z$  seicht angedeutet. An ihrer senkrechten Lage zu  $n$  erkennen wir die Furche  $q$  wieder, an ihrer parallelen Lage zur lateralen Kante der Orbitalfläche die Furche  $r$ .  $q$  und  $r$  kommunizieren in keinem Fall, vielmehr endet  $q$  oberhalb des hinteren Endes von  $r$ . Letztere Furche giebt bei *C. lunatus* an ihrem vorderen Abschnitt einen senkrechten Ast zur Mantelkante ab, welcher  $H$  entspricht. Die Furche  $q$  giebt einen Ast ab, welcher zum Orbitalrand des Stirnhirns herabzieht, ohne diesen zu erreichen. Wir bezeichnen diesen Fortsatz als  $q'$  (vgl. S. 17). Die Furche  $q$  zerfällt durch den Ursprung von  $q'$  in zwei Teile, welche wir als  $q_1$  und  $q_2$  bezeichnen wollen. Die Homologisierung mit den Stirnfurchen von *Pithecia monachus* und namentlich *albina* begegnet erheblichen Schwierigkeiten. Wir nehmen an, daß die Furche  $q + r$  von *Pithecia* den Furchen  $q_2 + q_1 + r$  von *Cebus* entspricht, und daß  $q'$  dem Gehirn von *Pithecia* fehlt und eine

1) Auch CUNNINGHAM (l. c. S. 202 u. 242) hat den Sulcus postcentralis sup. bei *Cebus capucinus* und *C. albifrons* vermißt.

2) Auf der Abbildung CUNNINGHAM's „Surface Anatomy“, 1892, p. 280 bildet  $C$  die Frontalfurchen von *Cebus albifrons* unserer Darstellung entsprechend ab;  $z$  und  $i$  fehlen.

neue Bildung der Gehirne von *Nyctipithecus*, *Cebus*, *Mycetes* etc. ist. Andererseits fehlt dem Gehirn von *Cebus* meist die Furche *H* des Gehirns von *Pithecia*. Es ist dies um so weniger auffällig, als auch bei *Pithecia*, wie erwähnt, *H* gelegentlich fehlt<sup>1)</sup>.

Auf der Medianfläche (s. Fig. 13) ist die Furche *d* in typischer Lage vorhanden. Ihr hinteres Ende biegt zur Mantelkante auf, ohne sie zu erreichen. Unterhalb des vorderen Endes findet sich eine schräg nach vorn oben zur Mantelkante aufsteigende Furche, welche wir als *C* bezeichnen. Hinter dem hinteren aufsteigenden Abschnitt (*d*<sub>2</sub>) schneidet die Furche *w* ein. In ihrem weiteren Verlauf wendet sich *w* nach hinten und unten, und biegt dann in einem scharfen Bogen nach vorn oben um. Wie bereits oben erwähnt, ergibt eine genauere Betrachtung, daß vor dem soeben als *w* bezeichneten Einschnitt, resp. in der Tiefe desselben noch der Einschnitt der Furche *e*, welche wir oben als *e'* bezeichneten, gelegen ist. Ferner ergibt sich, daß die bogenförmige Fortsetzung von *w*, welche wir eben beschrieben haben, von dem Hauptteile der Furche *w* durch eine tiefe Übergangswindung getrennt ist. — In der Verlängerung von *G* liegt eine weitere Furche, welche oberhalb des Spleniums nach vorn verläuft, die wir als *K* bezeichnen.

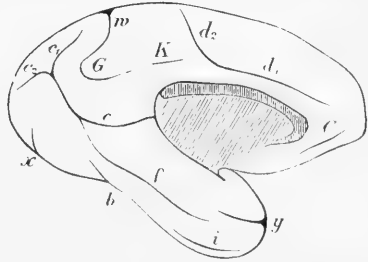


Fig. 13. *Cebus monachus*. Medialfläche. (Natürliche Gröfse.)

Die Furche *c* entspringt scheinbar aus dem Sulcus corporis callosi, wendet sich horizontal nach hinten, dann im Bogen aufwärts. In der Nähe der Mantelkante angelangt, teilt sie sich in zwei fast in gestrecktem Winkel divergierende Äste, welche der Mantelkante parallel laufen. Der obere ist stets erheblich länger als der untere. Die Furche *f* ist ziemlich kurz und ungeteilt. Hinter ihr verläuft eine in den unteren Hemisphärenrand einschneidende und auf den Temporalteil der Konvexität übergehende Furche, welche mit der früher beschriebenen Furche *x* identisch ist. Das hintere und zugleich obere Ende von *x* liegt dem unteren

Die Furche *c* entspringt scheinbar aus dem Sulcus corporis callosi, wendet sich horizontal nach hinten, dann im Bogen aufwärts. In der Nähe der Mantelkante angelangt, teilt sie sich in zwei fast in gestrecktem Winkel divergierende Äste, welche der Mantelkante parallel laufen. Der obere ist stets erheblich länger als der untere. Die Furche *f* ist ziemlich kurz und ungeteilt. Hinter ihr verläuft eine in den unteren Hemisphärenrand einschneidende und auf den Temporalteil der Konvexität übergehende Furche, welche mit der früher beschriebenen Furche *x* identisch ist. Das hintere und zugleich obere Ende von *x* liegt dem unteren

1) Bezüglich der Insel unterlassen wir genauere Angaben, da wir nur zwei Hemisphären mit Bezug auf etwaige Inselfurchen untersuchen konnten. Auf beiden war der Sulcus centralis und postcentralis insulae eben zu erkennen, Vgl. auch CUNNINGHAM l. c. S. 115.

Ende des unteren Endastes von  $c$  sehr nahe und meist etwas vor ihm. Die Furche  $b$  ist an der typischen Stelle <sup>1)</sup> sichtbar. Das vordere Ende von  $f$  liegt zwischen der Furche  $y$  und dem vordersten Teilstück der Furche  $i$ . Auf der Orbitalfläche zeigen die Furchen die typische H-förmige Anordnung. Der laterale Schenkel des Systems schneidet mit seinem vorderen Ende in das Stirnhirn ein.

Die wesentlichen Eigentümlichkeiten des Cebusgehirns lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1)  $S$  und  $a$  sind scheinbar verschmolzen.

2) Das System  $l + e + e' + m + k$  stellt oft scheinbar eine Bogenfurche mit einem Spitzenfortsatz dar. Genauere Betrachtung lehrt, daß  $e$ ,  $e'$  und  $k$  von der hinteren Lippe von  $m$  überwölbt worden sind.

3) Im Stirnhirn verlaufen  $q$  und  $r$  getrennt, aber parallel in der Richtung von hinten unten nach vorn oben. Die Furche  $q$  sendet einen senkrecht abgehenden Ast nach vorn unten.

4)  $k$  resp.  $w$  geht scheinbar in eine bogenförmige Furche  $G$  über. Über und hinter dem Splenium liegt eine weitere Furche  $K$ .

5)  $u$  ist kaum angedeutet,  $x$  ist sehr stark entwickelt,  $b$  stellt nur eine Kerbe dar.

## 2. Ateles.

Es standen uns zur Verfügung:

4 Hemisphären von *A. beelzebuth* GEOFFR.,

2 Hemisphären von *A. geoffroyi* KUHL,

5 Hemisphären von *A. ater* CUV.,

2 Hemisphären von *A. spec.*?

In der Litteratur finden sich ausführlichere Angaben über das Atelesgehirn bei GRATIOLET <sup>2)</sup>, HUXLEY <sup>3)</sup>, FLOWER <sup>4)</sup>, CHAPMAN <sup>5)</sup>, BISCHOFF <sup>6)</sup> und WERNICKE <sup>7)</sup>.

Die Furche  $S$  (s. Fig. 14) verläuft völlig getrennt von  $a$ , ihr oberes Ende geht scheinbar in die Furche  $l$  über. Schon GRA-

---

1) Wenn  $x$  schwach entwickelt ist und speziell nur wenig weit auf die Medialfläche reicht, so pflegt  $b$  auf der Medialfläche sehr weit nach oben zu reichen.

2) GRATIOLET, l. c., Pl. X, Fig. 1, 2, 3, 4.

3) HUXLEY, Memoir on the *Ateles paniscus*. Proc. Zool. Soc., 1861.

4) FLOWER, Philosoph. Transact., 1892.

5) CHAPMAN, Philadelph. Proceedings, 1879.

6) BISCHOFF, l. c. München 1870, p. 458.

7) Arch. f. Psychiatrie, Bd. 6.



TIOLET (l. c. p. 75) hat im Gegensatz zu HUXLEY gezeigt, daß in der Tiefe zwischen  $l$  und  $S$  stets eine Übergangswindung existiert.

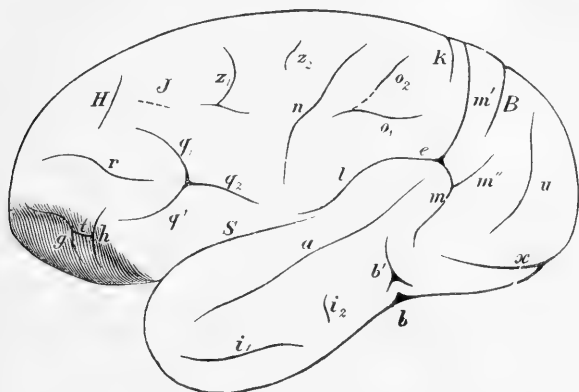


Fig. 14. *Ateles geoffroyi*. Laterale Konvexität.

Die Furche  $e$  bietet für die Homologisierung große Schwierigkeiten, denn es scheint bei oberflächlicher Betrachtung, als ob  $e$  an seinem hinteren Ende in 2 Gabeläste überginge, einen unteren, welcher hinter  $a$  absteigt und einen oberen, welcher hinter  $k$  die Mantelkante erreicht, und als ob dieser obere Endast als  $e'$  aufzufassen wäre <sup>1)</sup>.

Der Vergleich mit dem Gehirn von *Pithecia monachus* lehrt, daß eine solche Auffassung irrtümlich ist.

Schon bei *Pithecia monachus* fehlte der Spitzenfortsatz  $e'$ . Wir behaupten nun, daß bei *Ateles*  $e'$  vollkommen verschwunden ist. Daß der scheinbare obere Endast von  $e$  nicht wirklich mit  $e'$  identisch ist, geht daraus hervor, daß er hinter  $k$  einschneidet; für  $e'$  ist charakteristisch, daß es vor  $k$  die Mantelkante trifft. Wenn somit  $e'$  fehlt, so ist die Furche, welche man irrtümlich als Endäste von  $e$  aufzufassen hätte geneigt sein können, vielmehr als  $m$  zu deuten. Der Spitzenfortsatz von  $m$ , den wir früher auch als  $m'$  bezeichneten, hat die Eigenschaft, hinter  $k$  einzuschneiden, und stimmt somit in dem Wesentlichsten mit der fraglichen Furche überein.

Die Richtigkeit dieser Deutung ergibt sich namentlich aus dem Studium der einschlägigen Verhältnisse bei *Ateles ater*. Bei dieser Species sind nämlich  $m$  und  $e + l$  in der Regel schon ober-

1) Die GRATIOLET'schen Abbildungen sind leider gerade bezüglich dieser Furchen sehr ungenau.

flächlich getrennt:  $m$  schneidet hinter  $k$  in die Mantelkante ein,  $e$  hat seine typische Lage, nur fehlt die Schlußbiegung nach unten, vielmehr steigt  $e$  bis fast zur Mantelkante empor oder schneidet sogar in diese ein und zwar auffälligerweise hinter  $k$ . Diese freie Endigung der Furche  $e$  bei *Ateles ater* ist nicht mit  $e'$  zu identifizieren, sondern als eine neue Bildung aufzufassen, welche offenbar zu der Verschiebung der Furche  $e$  nach hinten in Beziehung steht. Wir wollen daher auch diesen zur Mantelkante verlaufenden Endfortsatz von  $e$  als  $e''$  bezeichnen (vgl. S. 25 Anm.).

Eine weitere Komplikation entsteht dadurch, daß die Furche  $m$  außer dem Spitzenfortsatz  $m'$  zuweilen noch einen zweiten  $m''$  weiter unten abgibt. Auf die Lageverhältnisse dieses zweiten Spitzenfortsatzes zu den Occipitalfurchen wird später zurückzukommen sein.

Die Furche  $o$  ist bei *Ateles* stets etwas komplizierter gebaut. Es läßt sich nämlich ein horizontaler Ast und ein senkrechter Ast unterscheiden. Auf manchen Hemisphären sind beide getrennt <sup>1)</sup>. Die Furche  $n$  hat ihre typische Lage. Ebenso erkennt man  $q$ ,  $q'$  und  $r$  sofort wieder. Das hintere Ende der Furche  $r$  wird von  $q_1$  und  $q'$  gabelig umfaßt. Schwerer ist die Deutung der medialen Furchen des Stirnhirns. Es finden sich deren bis zu 4. Die vorderste entspricht  $H$ , hängt bald mit  $r$  zusammen, bald nicht und steht transversal, die zweite liegt  $q_1$  parallel und werde als  $J$  bezeichnet, die dritte und vierte liegen über  $q_2$ . Wir bezeichnen sie als  $z_1$  und  $z_2$ .  $z_1$  ist bald T-förmig gebildet, bald sagittal gerichtet.

Die Orbitalfurchen verhalten sich durchaus wie bei *Cebus*. Varianten in der Bildung des  $H$  kommen öfter vor, so kann z. B. der Querast fehlen, oder der laterale Schenkel hinter dem Querast unterbrochen sein. Stets schneidet der laterale Schenkel ( $h$ ) noch in die laterale Konvexität ein und zwar vor  $q'$ . Die Furche  $R$  finden wir nur auf einer Hemisphäre angedeutet.

Die Furche  $b$  ist als Kerbe am Rand des Temporallappens sofort wieder zu erkennen. Meist liegt in ihrer Flucht eine Furche ( $b'$ ), welche vor  $m$  endet. Auf einigen Hemisphären bildet  $b'$  einen Halbkreis, dessen vorderes Ende vor  $m$ , dessen hinteres Ende hinter  $m$  liegt <sup>2)</sup>.

1) Auch GRATIOLET bildet die Furche  $o$  auf dem Gehirn von *A. Beelzebuth* ähnlich ab;  $z_1$  und  $z_2$  verlaufen auf seiner Abbildung fast genau parallel und sagittal.

2) Auf der Abbildung WERNICKE's (Taf. III, Fig. 5 u. 6) fehlt  $b$ , wofern nicht der untere Abschnitt der von ihm mit  $k$ , von uns mit  $m$  bezeichneten Furche einer rudimentären Furche  $b$  entspricht.

Die Furche  $i$  zerfällt bald in zwei, bald in drei Teilstücke. Das hinterste Teilstück hat meistens einen mehr senkrechten Verlauf, das vorderste Teilstück ist stets das längste und tiefste.

Im Occipitallappen ist die charakteristischste Furche die Furche  $u$ . Ihre Lage ist jederzeit leicht dadurch zu bestimmen, daß das mediale Ende zwischen den beiden Endästen der Calcarina liegt. Senkrecht zu  $u$  steht die Furche  $x$ , zuweilen stoßen  $x$  und  $u$  in spitzem Winkel zusammen. Eine Komplikation entsteht dadurch, daß vor  $u$  und hinter  $m'$  eine Furche annähernd transversal von der Medianfläche auf die laterale Konvexität hinüberzieht, um zwischen  $m'$  und  $m''$  zu endigen. Diese Furche ist identisch mit derjenigen, welche bei *Pithecia albinasa* als  $B$  bezeichnet wurde und dort als Varietät vorkam. Auch auf einer Hemisphäre von *Brachyurus rubicundus* fanden wir ebendieselbe Furche in gleicher Lage zwischen  $m$  und  $u$ . Daß es sich in allen diesen Fällen um dieselbe Furche handelt, geht daraus hervor, daß ihre Verlängerung in allen Fällen vor dem oberen Gabelast von  $c$  — bei genügender Verlängerung — die Mantelkante treffen würde. Auch bei *Cebus* ist zuweilen — so z. B. auf einer Hemisphäre von *C. fatuellus*, einer von *C. lunatus* und einer von *C. albifrons* — die Furche  $B$  bereits angedeutet. Die weitere Schilderung von  $B$  wird bei Besprechung der Medianfläche erfolgen.

Auf der Medianfläche (s. Fig. 15) verhält sich  $d$  wie bei *Cebus*, doch finden sich bereits öfter und zahlreicher Seitenäste, die von  $d$  zur Mantelkante senkrecht emporsteigen. Das vordere Ende von  $d$ ,  $d_4$ , ist öfter angedeutet und schneidet zuweilen in die Mantelkante ein, und zwar hinter der oben erwähnten Furche  $H^1$ ).

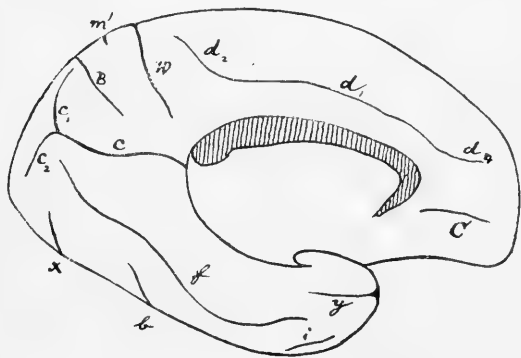


Fig. 15. *Ateles spec.?* Medianfläche.

1) Auf der Abbildung von GRATIOLET erscheint  $d_4$  von  $d$  getrennt. Außerdem ist bei GRATIOLET auch die Furche  $K$  vorhanden, welche wir auf unseren *Ateles*gehirnen nur spurweise angedeutet fanden.

Im basalsten Teil der Medialfläche des Stirnhirns liegt eine dem Balkenschnabel parallel verlaufende Furche, die der Furche *C* von *Pithecia* entspricht.

Die Furche *w* zieht auf der Medianfläche annähernd senkrecht nach unten, ohne die Furche *c*, welche genau ebenso wie bei *Cebus* liegt, zu erreichen<sup>1)</sup>. Die Furche *B* ist stets vorhanden, mitunter beschränkt sie sich auf die Medianfläche, mitunter reicht sie in der oben beschriebenen Weise bis auf die laterale Konvexität<sup>2)</sup>. *m'* schneidet oft auf der Medianfläche zwischen *B* und *k* ein. Die Furche *G* fanden wir nirgends in typischer Lage. Die Furche *f* ist erheblich mächtiger als bei *Cebus* entwickelt. Öfters endet sie hinten mit zwei Gabelästen. In diesem Falle beobachtet man dann stets, daß *x* verkümmert ist oder daß vielmehr der untere Gabelast *x* entspricht, ähnlich, wie wir es oben auf einer Hemisphäre von *Pithecia monachus* beobachtet und auf Fig. 6 abgebildet haben. Das vordere Ende von *f* findet sich in typischer Lage zwischen *y* und *i*. Die Furche *b* reicht auf der Basalfläche gewöhnlich nicht weit nach hinten. Auch verläuft sie im ganzen auf der Basalfläche transversaler als bei *Cebus*. Zwischen *c* und *f* fanden wir auf einigen Hemisphären die Zwischenfurche *D*.

Die wichtigsten Besonderheiten des *Ateles*gehirnes lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

- 1) *S* und *a* verlaufen getrennt, *S* verschmilzt scheinbar mit *l*.
- 2) Der Spitzenfortsatz *e'* fehlt, der Spitzenfortsatz *m'* überschreitet häufig die Mantelkante, außerdem findet sich ein zweiter Spitzenfortsatz *m''*.
- 3) Die Furche *G* fehlt. Die Furche *B* ist stets sehr mächtig entwickelt.
- 4) Die Furchen *u* und *x* sind stets vorhanden.
- 5) Die Furche *H* hat sich häufig von *r* losgelöst und kann in die Mantelkante einschneiden. Außer *H* finden sich noch die Furchen *z*<sub>1</sub>, *z*<sub>2</sub> und *J* (zwischen *H* und *z*).
- 6) Das vordere Ende von *d* schneidet öfter in die Mantelkante ein, unterhalb dieses Einschnitts liegt die Furche *C*.

---

1) GRATIOLET bildet einen solchen Übergang offenbar fälschlich ab; auch CHAPMAN scheint ihn für *A. paniscus* anzunehmen.

2) GRATIOLET bildet außerdem eine Furche in dem Gebiet zwischen *w* und *c* ab, welche das untere Ende von *B* im Halbkreis umgibt (Fig. 4).

3. *Lagothrix*.

Von dieser Gattung standen uns zur Verfügung 4 der Art *Lagothrix Humboldtii* GEOFFR. angehörige Hemisphären. In der Litteratur finden wir Abbildungen bei GRATIOLET <sup>1)</sup> und BROCA <sup>2)</sup>.

Die Furche *S* (vgl. Fig. 16) kommuniziert weder mit *a* noch mit *l*. Besondere Schwierigkeiten bereitet die Auffassung des Systems *l+e+m*.

Die Furche *l* ist noch weiter nach hinten getreten als bei *Ateles*. Meist ist überhaupt nur ein kleines Stück derselben vorhanden, welches wie bei allen seither betrachteten Affen direkt in den aufsteigenden Schenkel von

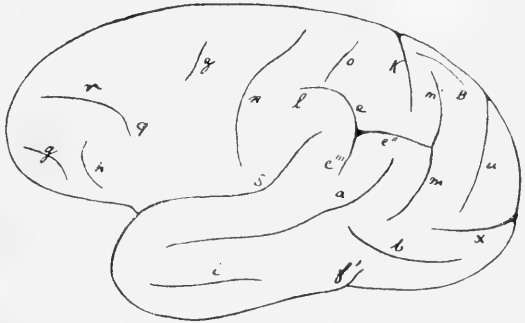


Fig. 16 *Lagothrix Humboldtii*, laterale Konvexität.

*e* übergeht. *e'* fehlt gänzlich. Hingegen ist der Endfortsatz *e''*, welchen wir bei *Ateles* ater kennen lernten, auf allen Hemisphären sehr stark entwickelt und kommt im wesentlichen hinter die Furche *k* zu liegen. Auf 2 Hemisphären geht er wenigstens scheinbar in die alsbald zu beschreibende Furche *m* über. Der absteigende Endast von *e*, welcher auf der Figur mit *e'''* bezeichnet ist, dringt in die Windung zwischen *S* und *a* ein.

Die Furche *o* ist auf zwei Hemisphären einfach und transversal gestellt, auf einer kommuniziert sie scheinbar mit *l* bzw. *e*. Die Mantelkante erreicht sie nicht. Auf den beiden anderen Hemisphären besteht *o* aus zwei annähernd rechtwinklig verbundenen Schenkeln. Die Furche *m* ist stets sehr mächtig entwickelt. Sie beginnt hinter *a* und endet hinter *k*. Ihr oberes Ende bezeichnen wir wieder als *m'*. Einen Fortsatz *m''* fanden wir nirgends. *u* und *x* fanden sich stets in ihrer typischen Lage. Unterhalb des unteren Endes von *m* ist meist noch eine seichte Furche angedeutet. *a* und *i* sind stets vorhanden. Letzteres besteht fast stets nur aus einem einzigen Stück. *n* zeigt meistens eine sehr deutliche Konkavität nach hinten. *z* ist stets vorhanden, seine Lage jedoch im einzelnen

1) GRATIOLET, l. c., namentlich Pl. X, Fig. 5 u. 6.

2) BROCA, Le grand lobe limbique. Rev. d'anthropol., 1878.

großen Schwankungen unterworfen. Die Furche  $q$  ist mit der Furche  $r$  zu einer Furche verschmolzen, welche im vorderen Teil annähernd horizontal verläuft und im hinteren hakenförmig nach unten abbiegt.

Die Furchen der Orbitalfläche zeigen nichts Besonderes. Auch hier fehlt zuweilen der Querfortsatz; auf einer Hemisphäre erreicht der Querfortsatz den medialen Schenkel des  $H$  nicht ganz.

Auf der Medialfläche verhalten sich  $d$  und  $w$  wie bei *Ateles*. Vor dem vorderen Ende von  $d$  finden wir zwei Furchen, eine oberhalb des Balkenkniees fast genau senkrecht zur Mantelkante aufsteigende Furche, welche offenbar mit  $d_1$  identisch ist, und eine zweite, welche unterhalb des Balkenschnabels beginnt und schräg nach vorn oben zur Mantelkante aufsteigt. Letztere ist offenbar mit der Furche  $C$  des *Pithecia*- und *Cebus*gehirns identisch. Die Furche  $B$  fehlt, höchstens ist dieselbe zuweilen rudimentär in einer sagittal verlaufenden seichten Furche zwischen der Mantelkante und der Furche  $m'$  angedeutet. Auch zwischen  $w$  und  $c$  findet sich auf einer Hemisphäre eine Furche, welche als Rudiment von  $B$  angesehen werden könnte<sup>1)</sup>.

Die Furchen  $c$  und  $f$  zeigen nichts Besonderes, doch nähert sich das hintere Ende von  $f$   $c$  mehr als bei *Cebus*. Die Furche  $b$  ist stets in ziemlich großer Ausdehnung auf der lateralen Konvexität sichtbar. Auf einer Hemisphäre ist sie ganz auf diese beschränkt und umkreist in Form eines Halbbogens das untere Ende von  $m$ . Sonst zieht sie auf der Medialfläche in typischer Weise nach hinten und oben, um in dem Raum zwischen  $x$  und  $f$  zu endigen. Die Furche  $D$  fanden wir nur auf einer Hemisphäre angedeutet. Die Furche  $f$  giebt stets einen Seitenast  $f'$  ab, welcher in die laterale Konvexität im Bereich der Temporalkerbe einschneidet und sich nach hinten oben wendet. Dabei erreicht er zuweilen fast die Furche  $b$ .

Die wichtigsten Eigentümlichkeiten des *Lagothrix*gehirns sind:

1)  $S$  verschmilzt weder mit  $a$  noch mit  $l$ .

2)  $l$  ist verkümmert,  $e$  sendet zwischen die Furchen  $S$  und  $a$  einen Fortsatz  $e'''$  ab;  $e'$  fehlt,  $e''$  endet hinter  $k$ .

3) Die Furche  $B$  ist wenig entwickelt, die Furchen  $u$  und  $x$  sehr deutlich<sup>2)</sup>;  $b$  ist stets vorhanden<sup>3)</sup>.

1) Auch *BROCA* giebt die Verhältnisse der Medialfläche ähnlich wie wir wieder.

2) Zuweilen stoßen  $u$  und  $x$  in spitzem Winkel zusammen (vgl. auch die Abbildung *GRATIOLET's*).

3) Auf der Figur ist gerade diejenige Hemisphäre dargestellt, auf welcher  $b$  ganz der lateralen Konvexität angehört.



stets als triradiate seichte Furche vorhanden. *f* verläuft fast geradlinig, *b* erreicht die Basalfäche kaum.

Die Orbitalflächen bieten keine Besonderheiten.

Im Occipitalhirn ist die Furche *u* stets deutlich ausgesprochen, *x* fehlt öfters; wo es vorhanden ist, schwankt seine Lage sehr.

Die wichtigsten Eigentümlichkeiten des Mycetesgehirns sind:

1) Scheinbare Verschmelzung von *S* und *l*.

2) Fehlen von *e'*.

3) Kürze von *m* und Trennung der Furche *m* von *e*.

4) Stärkere Entwicklung von *B*.

5) Fehlen der typischen Gabel von *c*.

6) Kürze von *w*.

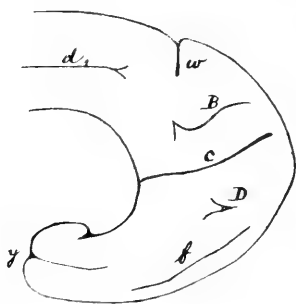


Fig. 18. *Mycetes seniculus*. Hinterer Teil der Medialfläche.

## B. Affen der alten Welt.

### a) Cynocephalidae,

von denen uns folgende Gehirne zur Verfügung standen:

2 Hemisphären von *Cynocephalus porcarius*,

8 Hem. von *C. babuin*,

4 „ „ *C. leucophaeus*,

2 „ „ *C. gelada*,

8 „ „ *C. sphinx*,

2 „ „ *C. mormon*,

1 „ „ *C. hamadryas*,

1 „ „ *C. species?*

Die Litteratur über die Hirnoberfläche von *Cynocephalus* ist sehr angedehnt; wir führen im folgenden nur die wichtigsten Arbeiten an; die Einzelangaben der Litteratur werden wir erst bei der Besprechung der einzelnen Furchen berücksichtigen.

Die ältesten genauen Beschreibungen<sup>1)</sup> stammen von GRATIOLET und BROCA. Letzterer bildet in seiner Arbeit über den grand lobe limbique die laterale Konvexität und die Medianfläche eines Gehirnes von *Cynocephalus papio* ab. Derselbe Autor hat in einer besonderen Abhandlung „Sur la topographie cérébrale,

1) Die LEURET'sche Beschreibung (Anatom. comparée du cerveau, 1839) ist noch sehr oberflächlich.



comparée de l'homme et du cynocephale sphinx“<sup>1)</sup> der craniocerebralen Topographie eine sehr eingehende Besprechung gewidmet.

A. H. GARROD<sup>2)</sup> hat im Jahre 1879 das Gehirn von *Gelada rueppellii* (*Cynocephalus gelada* LESSON), allerdings in sehr oberflächlicher Weise, beschrieben. Eine wertvolle Einzeldarstellung des Systems der Intraparietalfurche verdanken wir RÜDINGER<sup>3)</sup> in seinem „Beitrag zur Anatomie der Affenspalte und der Interparietalfurche“. CUNNINGHAM hat in seinen verschiedenen Arbeiten über das Affengehirn mehrfach eingehend auf das *Cynocephalus*gehirn Bezug genommen, so namentlich in der Arbeit über „The interparietal sulcus of the brain“<sup>4)</sup>, sowie in der fast gleichzeitigen Abhandlung über die ROLANDO'sche Furche<sup>5)</sup> und endlich in seinem zusammenfassenden Werke „Contribution to the surface anatomy of the cerebral hemispheres“<sup>6)</sup>. Besonders eingehend finden wir das *Cynocephalus*gehirn auch in den Arbeiten MINGAZZINI's berücksichtigt.

Der hintere Ast der Sylvischen Furche (s. Fig. 19) zerfällt in zwei Abschnitte, einen vorderen sanft ansteigenden und einen

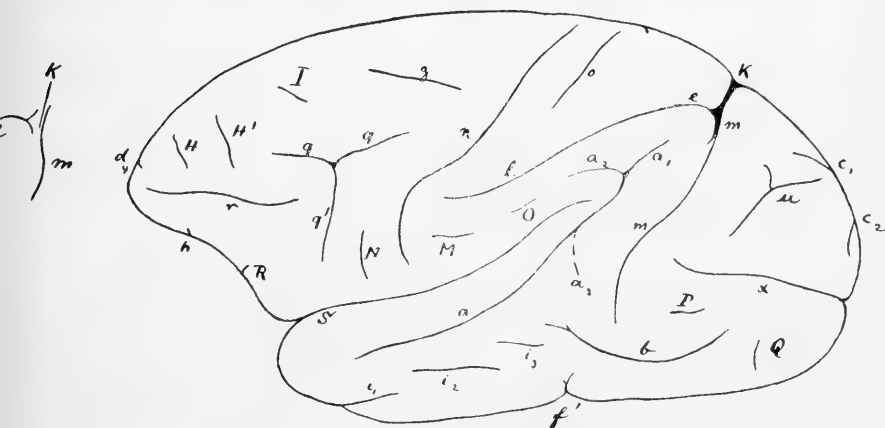


Fig. 19. *Cynocephalus sphinx*. Laterale Konvexität. Die Furche  $a_8$  ist nach einem Gehirn von *C. porcarinus* eingetragen. Links sind die Furchen  $e$ ,  $m$  und  $K$  nach Lüftung des Operculums wiedergegeben.

- 1) Bull. de la Soc. d'anthrop., 1877, p. 262.
- 2) Notes on the anatomy of *Gelada rueppellii*. Proc. Zool. Soc., London, 1879, p. 451.
- 3) Festschrift für HENLE, 1882.
- 4) Journ. of Anat. and Physiol., 1890.
- 5) Ibidem 1890.
- 6) Memoires of the Roy. Irish Acad., July 1892.

hinteren steil ansteigenden. Etwa in der Mitte des ganzen Verlaufs oder etwas hinter derselben findet man häufig in der oberen Lippe der Furche einen seichten Querast, den wir als *M* bezeichnen. Bis auf den Grund der Fossa Sylvii reicht diese Furche nicht <sup>1)</sup>, für ihre spätere Homologisierung ist wichtig, daß sie nach vorn oben verläuft und hinter der Furche *n* endet. Auf einer Hemisphäre von *C. porcarius* liegt *M* so weit hinten, daß es mit seinem oberen Ende hinter *l* zu liegen kommt, während es sonst unter dem unteren Ende von *l* liegt. GARROD unterscheidet zwei Seitenäste der Sylvischen Furche und behauptet, *Cynocephalus* besitze nur den unteren. BROCA bildet keinen Seitenast ab. Wir bemerken, daß auf einer Hemisphäre von *Cynocephalus sphinx* die später zu beschreibende Furche *N* deutlich in die obere Lippe des hinteren Astes der Sylvischen Furche einschneidet.

Die Furche *a* beginnt auf der Basalfläche des vorderen Teiles des Schläfenlappens und zieht zunächst dem hinteren Ast von *S* parallel. Etwa entsprechend der Knickung des letzteren biegt auch *a* steil aufwärts und zwar noch steiler als der hinterste Abschnitt von *S*. Beide Furchen konvergieren daher, und schließlich gelangt *a* in die Fortsetzung der Furche *S*. Das Ende von *S* ist zuweilen in der vorderen Lippe der Furche *a* verborgen. Jenseits des hinteren Endes von *S* schlägt *a* eine fast genau frontale Richtung ein, um sich dann in zwei Äste zu teilen, einen längeren, der nach hinten oben zieht, und einen kürzeren, der vor *S* sich vor- und abwärts wendet. Wir bezeichnen den oberen Gabelast als *a*<sub>1</sub>, den unteren als *a*<sub>2</sub>. Der Gabelast *a*<sub>2</sub> ist schon von RÜDINGER abgebildet worden. BROCA und CUNNINGHAM scheinen ihn nicht beobachtet zu haben; wir haben ihn 10mal gefunden.

Auf einer Hemisphäre von *Cynocephalus porcarius* fanden wir einen anderen Zweig der Furche *a*, welcher von der unteren Lippe abgeht, bevor die Furche *a* die Furche *S* erreicht hat. Dieser Seitenast, den wir mit *a*<sub>3</sub> bezeichnen, wendet sich nach unten hinten zwischen die Furche *b* und die Furche *m*.

---

1) Auf vielen Hemisphären erreicht *M* die Fissura Sylvii überhaupt nicht, so z. B. auf je einer Hemisphäre von *C. babuin* und *C. leucophaeus*. Auf einer Hemisphäre von *C. hamadryas* schneidet *M* in die hintere Lippe von *n* ein und scheint daher mit *n* zu kommunizieren, während es von *S* durch eine oberflächliche Übergangswindung getrennt ist. Am wechselndsten sind die Verhältnisse bei *C. sphinx*. Hier findet man *M* meist als ganz selbständige Furche in dem Rindengebiet zwischen *n*, *S* und *l*. Meist enthält übrigens *M* eine kleine Arterie.

Die gabelige Teilung des Schlußstücks der Furche *a* fehlt auf dieser Hemisphäre. Sieht man von der Existenz der aufgeführten Seitenzweige ab, so bietet die Lagerung der Furchen *S* und *a* des *Cynocephalus*gehirns die größte Ähnlichkeit mit derjenigen derselben Furchen bei *Cebus*.

Die Furche *i* besteht meist aus zwei Stücken, zuweilen aus dreien. Das vorderste Stück kann scheinbar mit der Furche *f* kommunizieren (so z. B. auch auf der Abbildung GARROD's). Es reicht stets weit auf die Basalfläche hinüber.

Die Furche *n* zeigt auf allen Hemisphären ein sehr übereinstimmendes Verhalten. Von der Mantelkante bleibt sie 1—2 mm entfernt. Sie bildet mit ihr einen Winkel von ca. 70°. Sobald sie auf eine Höhe mit dem hinteren Ende der Sylvischen Furche gelangt ist, biegt sie plötzlich fast rechtwinklig nach hinten unten ab, um schließlich fast senkrecht nach unten zu verlaufen. Hinter diesem Endstück liegt — unterhalb *l* — die oben beschriebene Furche *M* meist in annähernd sagittaler Richtung. Des gelegentlichen Einschneidens der letzteren in die obere Lippe von *S* wurde oben bereits gedacht.

Besondere Beachtung verdient auch eine kleine Furche, welche dem Endstück der Furche *S* sehr genau parallel läuft und unterhalb der Furche *a*<sub>2</sub> beginnt, um in dem Zwischenraum zwischen *l* und *S* vor- und abwärts zu laufen. Sie ist ca. 1 cm lang. Auf den überhaupt furchenärmeren Gehirnen von *C. babuin* und *C. mormon* fehlt sie <sup>1)</sup>. Bei *C. sphinx* fanden wir sie mehrmals. Diese kleine Furche bezeichnen wir wegen ihrer Häufigkeit als *O*. Sie ist jedenfalls viel seltener als *M* und schneidet, soweit unsere Beobachtungen reichen, im Gegensatz zu *M* niemals in die Sylvische Fissur ein.

Die Angabe von GARROD, wonach die Furche *n* stets in die Mantelkante einschneiden soll, können wir nicht bestätigen.

Hinter dem oberen Abschnitt der Furche *n* findet sich auf allen Hemisphären eine seichtere Parallelfurche, die der Furche *o* des Gehirns der Cebiden, Pitheciden und Gymnuren entspricht. Auf einer Hemisphäre von *Cynocephalus porca-rius*, welche auch sonst des Abweichenden viel bot, beschreibt

---

1) Doch bildet sie CUNNINGHAM für *Chaema baboon* in der bereits erwähnten Fig. 33 ab. Auch *M* ist ebenda wiedergegeben und wird als *Sulcus postcentralis transversus* (EBERSTALLER) bezeichnet (vgl. auch Fig. 38). MINGAZZINI bildet *O* bei *C. hamadryas* hinter *M* ab.

die Furche  $o$  einen Haken um den Manteleinschnitt der Furche  $d_2$ . Auf zwei Hemisphären von *Cynocephalus gelada* verläuft  $o$  fast genau sagittal, ähnlich wie wir dies früher, z. B. bei einem Gehirn von *Cebus lunatus* beobachtet und beschrieben haben, in der großen Mehrzahl der Fälle verläuft, wie schon erwähnt,  $o$  parallel  $n$  und würde die Mantelkante vor dem Einschnitt von  $d_2$  erreichen.

Das System  $l + e + m$  stellt sich oberflächlich ganz ebenso wie bei *Cebus* dar. Wie dort scheint  $k$  direkt in den Scheitel des Bogens, also in  $e$  einzumünden. Geht man in die Tiefe der Furchen ein, so ergibt sich folgendes. Die Furche  $m$  schneidet in die Mantelkante ein. Da sie nicht senkrecht eindringt, sondern schräg nach hinten, so kommt es zur Bildung eines occipitalen Operculums. Die Furche  $e$  resp.  $l$ <sup>1)</sup> endet  $m$  gegenüber mit einer leichten Krümmung nach unten. Zwischen  $m$  und  $l$  schneidet die Furche  $k$  tief in die Mantelkante ein<sup>2)</sup>. Das Ende von  $l$  ebenso wie das Ende von  $k$  sind ganz wie bei *Cebus* in die Tiefe von  $m$  eingebettet, und dadurch gewinnt es für die oberflächliche Betrachtung den Anschein, als läge ein einziger Bogen mit einem Spitzenfortsatz vor. Wir müssen noch bemerken, daß auch der bei *Cebus* beschriebene Spitzenfortsatz von  $e$  resp.  $l$  ( $e'$ ) auf einigen Hemisphären von *Cynocephalus* sich wiederfindet. Auch CUNNINGHAM, dessen Darstellung sich überhaupt gut mit der unserigen vereinigen läßt, bildet ihn bei *Chacma baboon* unter der Bezeichnung „branch from intraparietal sulcus in front of the first annectent gyrus“ ab<sup>3)</sup>. GRATIOLET, welcher diese Verhältnisse bei *Cynocephalus sphinx* und *C. mormon* abgebildet hat, hat, ebenso wie früher bei *Cebus*, offenbar den Eindruck, welchen die hintere Lippe von  $m$  auf dem Parietalhirn hervorbringt, fälschlich als besondere Furche gedeutet<sup>4)</sup>. Auch die Dar-

---

1) Statt  $l$  müßten wir streng genommen in Anlehnung an unsere ursprüngliche Nomenklatur die Bezeichnung  $e$  brauchen. Da sich indessen ergeben hat, daß  $e$ , das Scheitelstück des ganzen Bogens  $l + e + m$ , nicht eine selbständige Furche ist, sondern lediglich das obere Ende von  $l$  darstellt, so werden wir in Folgendem die Bezeichnungen  $e$  und  $l$  öfter promiscue gebrauchen.

2)  $e$  liegt also durchaus vor  $k$ . Die ganz eigenartige Verschiebung der Furche  $e$  nach hinten, welche für *Ateles ater*, *Lagothrix*, *Mycetes* beschrieben worden ist, besteht also bei *Cynocephalus* nicht.

3) *Surface Anatomy*, p. 224. Auf Fig. 33 bildet *C.* auch einen unserem  $e'$  entsprechenden Spitzenfortsatz ab. Auf Fig. 47 fehlt derselbe.

4) l. c., Pl. IX, Fig. 3 u. 6.

stellung von RÜDINGER, welche sich auf *Cynoc. mormon* bezieht, scheint dem thatsächlichen Sachverhalt nicht zu entsprechen. Das Verhältnis von *m* und *l* ist allerdings richtig wiedergegeben, aber fälschlich wird *o* mit *m* verbunden gezeichnet.

Die Angaben BROCA's betreffen das Gehirn von *C. papio*. Seine Darstellung des Systems *l + e + m* ist nicht ausführlich und klar genug, um seine Ansicht in der bezüglichen Frage zu erkennen.

Die Furche *b* hat bei *Cynocephalus* eine sehr konstante Lage. Ihr oberes und vorderes Ende liegt stets zwischen *m* und *a*. Sie wendet sich dann zwischen dem unteren Ende von *m* und dem hinteren Ende des hintersten Teilstücks von *i* nach unten und zieht dann in einem leicht nach oben konkaven Bogen nach hinten. In ihrem ganzen Verlauf erreicht sie die Basalfläche nicht, sondern gehört durchaus der lateralen Konvexität an. Die Einbuchtung am unteren Rand des Temporallappens, in deren Nähe bei den niedersten Affen in der Regel die Furche *b* liegt, liegt bei *Cynocephalus* *f* näher als *b* und enthält einen kleinen Seitenast von *f* (s. u.).

Im Occipitallappen finden wir sofort die Furche *u* wieder. Ihr mediales Ende hat seine charakteristische Lage zwischen den beiden Gabelästen der Furche *c*. Meistens giebt *u* einen kleinen seichten Ast (*u'*) nach vorn ab, welcher sich dem Scheitel des Bogens *l + e + m* zuwendet, ohne ihn jedoch zu erreichen.

Zwischen der Furche *b* und *u* findet sich ab und zu eine kurze, aber ziemlich tiefe, bald mehr sagittal, bald mehr transversal gestellte Furche. Wir bezeichnen sie mit *P*<sup>1)</sup>. Die Furche *x* ist stets vorhanden, oft kommuniziert sie scheinbar mit dem unteren Ende von *u*<sup>2)</sup>; öfter zieht sie zwischen dem unteren Ende von *u* und *P* vorwärts und nähert sich der Furche *m*. Ihr hinteres Ende schneidet in die Mantelkante hinter dem unteren Gabelast der Furche *c* ein. Hinter dem hinteren Ende von *b* und unterhalb *x* findet sich häufig noch eine seichte, senkrecht verlaufende Furche, welche wir als *Q* bezeichnen.

Im Frontallappen<sup>3)</sup> finden wir zunächst *J* in typischer

1) Dieselbe ist vielleicht mit der Furche identisch, welche wir bei *Pithecia albinasia* mit der Bezeichnung *u*? abgebildet haben. Auch auf einer Hemisphäre von *Lagothrix Humboldtii* sind wir ihr begegnet.

2) So z. B. auch bei WERNICKE l. c., Fig. 16.

3) Die Insel genauer zu untersuchen, hatten wir leider nur sehr unvollkommen Gelegenheit. Soweit unsere Beobachtungen reichen, stimmen sie mit den Angaben CUNNINGHAM's (l. c. S. 114) gut überein.

Lagerung. Statt  $z_1$  und  $z_2$  finden wir eine einzige sagittal verlaufende Furche, welche auf der Figur mit  $z$  bezeichnet ist <sup>1)</sup>. Sie ist fast 2 cm lang. Nur ausnahmsweise fanden wir ähnlich wie bei *Ateles* 3 Furchen ( $J$ ,  $z_1$  und  $z_2$ ).

Lateralwärts von diesen liegt eine fast genau sagittal verlaufende, mit ihrem hinteren Ende oberhalb des Knies der Furche  $n$  gelegene Furche. Aus der Mitte derselben entspringt eine senkrecht nach unten ziehende und zugleich leicht nach vorn geneigte Furche, welche im suprasylvischen Winkel des Stirnhirns endet. In dem Winkel, welchen die letztgenannte Furche mit dem vorderen Teilstück der erstgenannten bildet, entspringt eine zunächst sagittal verlaufende, dann aber medialwärts ziehende und fast die mediale Mantelkante erreichende dritte Furche. Die Homologien ergeben sich am leichtesten aus einer Vergleichung mit dem Gehirn von *Ateles*. Der ganze Unterschied zwischen der Anordnung der Frontalfurchen bei letzterem und bei *Cynocephalus* liegt offenbar darin, daß die erste der drei Furchen ( $q$ ) bei *Ateles* mit ihrem hinteren Ende unterhalb  $n$  liegt und im ganzen von unten hinten nach oben vorn verläuft, während bei *Cynocephalus* dieselbe Furche ziemlich genau sagittal gestellt ist <sup>2)</sup> und mit dem hinteren Ende oberhalb des unteren Endes und sogar auch oberhalb des Knies der Furche  $n$  gelegen ist. Ein entscheidender Einwand gegen die Homologisierung der beiden Furchen kann aus dieser letzteren Lageverschiedenheit deshalb nicht gefolgert werden, weil bei *Cebus* die Lageveränderung der in Rede stehenden Furche bereits erkennbar ist; überhaupt bildet *Cebus* bezüglich der Frontalfurchen einen Übergang zwischen dem *Ateles*- und dem *Cynocephalus*-gehirn.

Wir müssen sonach die erste der obengenannten drei Furchen als  $q$ , die zweite als  $q'$ , die dritte als  $r$  bezeichnen. Auch die Furche  $H$  des *Ateles*gehirns finden wir im *Cynocephalus*gehirn wieder. Im einzelnen bemerken wir noch folgendes.

Die Furche  $q$  zeigt mannigfache Varietäten, das hintere Teil-

1) KOHLBRÜGGE spricht fälschlich den niederen Affen mit Ausnahme von *Cynocephalus* die Furchen  $J$  und  $z$  ab.

2) Auf einer Hemisphäre von *C. babuin* ist die Drehung noch weiter vorgeschritten, indem die Furche geradezu von unten vorn nach hinten oben aufsteigt und in ihrem hinteren Endstück  $n$  ziemlich genau parallel liegt. Vgl. auch CUNNINGHAM, *Surface anatomy*, p. 281.

stück ist oft kürzer als das vordere. Auf Fig. 4 von MINGAZZINI (*Cynocephalus sphinx*) fehlt es vollständig. Häufig fällt es, statt sagittal zu verlaufen, in die Fortsetzung von  $q'$ . Zwischen dem unteren Abschnitt von  $n$  und  $q'$  finden wir stets eine kleine, zuweilen bis zur oberen Lippe des hinteren Astes der Sylvischen Furche verfolgbare, quergestellte Zwischenfurche, die wir schon früher kurz als die Furche  $N$  erwähnt haben<sup>1)</sup>. Als Varietät führen wir noch an, daß zwischen der Furche  $J$  und  $H$  zuweilen sich noch eine seichte, kurze, transversal gestellte Zwischenfurche  $H'$  findet. Vor  $H$  bzw.  $H'$  schneidet ab und zu  $d_4$  und zuweilen auch  $C$  in die Mantelkante ein<sup>2)</sup>.

Auf der Orbitalfläche ist die H-förmige Anordnung der Furchen sofort wieder zu erkennen. Einen Querschenkel des H fanden wir nur auf vier Hemisphären deutlich entwickelt. Mitunter — nicht stets — fanden wir auch den Einschnitt des vorderen Stücks des lateralen Schenkels ( $h$ ) in dem unteren Mantelrand des Stirnhirns, welcher bei *Lagothrix* und *Ateles* so sehr charakteristisch war. In einzelnen Fällen zweigt sich von  $h$  ein seichter, in den Mantelrand einschneidender Ast ab, in anderen findet sich eine von  $h$  getrennte, in den Mantelrand einschneidende Furche, die wir als  $R$  bezeichnen (vgl. S. 14). Mitunter reicht sie  $1\frac{1}{2}$  cm weit in die Konvexität. Das obere Ende dieser Furche liegt alsdann zwischen  $q'$  und  $r$ . Nicht selten haben wir auch gefunden, daß  $h$  hinten in zwei Gabeläste zerfällt. Ab und zu findet sich auch zwischen dem hinteren Stück von  $h$  und dem hinteren Stück von  $g$  noch eine parallele Zwischenfurche.

In der Litteratur ist den Frontal- und Orbitalfurchen von *Cynocephalus* wenig Beachtung geschenkt worden. Die Abbildung CUNNINGHAM's<sup>3)</sup> giebt die Furchen  $q$ ,  $q'$ ,  $r$ ,  $R$ ,  $N$  unserer Darstellung entsprechend wieder. Zu  $H$  zeichnet er noch zwei weitere vor  $H$  gelegene kleine Furchen. Andeutungen derselben fanden auch wir wieder. Die Furchen  $z$  und  $J$  sind wieder zu erkennen.  $z$  ist auffällig stark und etwas mehr transversal gestellt als auf unseren Hemisphären.

Auf der Medialfläche (s. Fig. 20) ist zunächst die Furche  $d$  sofort wiederzufinden, sie schneidet eben in die Mantelkante

1) CUNNINGHAM (Surface anatomy, Fig. 33) bildet die Furche  $N$  (mitsamt einer kleinen Nebenfurche) gleichfalls ab und bezeichnet sie als „inferior transverse furrow of the fissure of ROLANDO“.

2) Bei WERNICKE's *Cynocephalus antiquorum* kommuniziert  $H$  mit  $r$ .

3) l. c., p. 282.

ein und zwar, wie bereits früher erwähnt, hinter der Furche  $n$  und  $o$ . Vorn endet sie vor dem Balkenknie. Unterhalb des vorderen Endes liegt, schräg nach vorn oben aufsteigend, die Furche  $C$ .  $d_4$  fanden wir nicht stets. Die Furche  $k$  setzt sich auf der

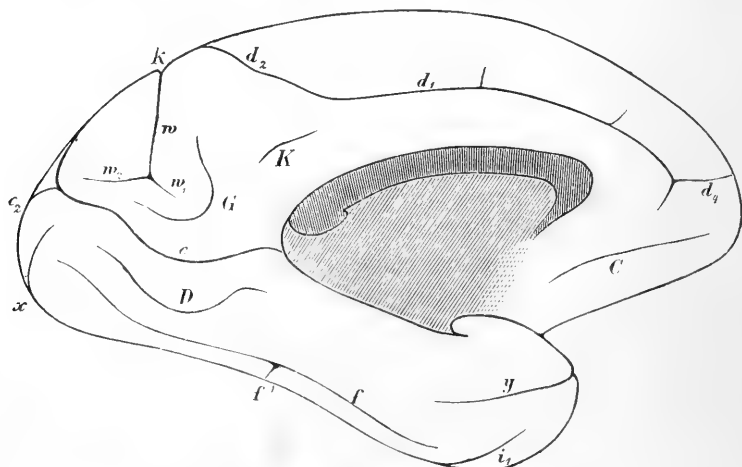


Fig. 20. *Cynocephalus babuin*. Medialfläche.

Medialfläche in die Furche  $w$  fort; in die hintere Lippe von  $w$  schneidet eine seichtere Furche öfters ein. Am unteren Ende gabelt sich  $w$  in zwei Äste  $w_1$  und  $w_2$  (s. Fig.). Um das untere Ende von  $w$  beschreibt die Furche  $G$ , ganz ähnlich wie bei *Cebus*, einen Bogen <sup>1)</sup>. Zwischen  $d_2$  und  $w$  findet man ab und zu eine seichte Zwischenfurche.  $K$  ist auf mehreren Hemisphären zu erkennen und mündet zuweilen scheinbar in die Fissura corporis callosi. Die Furche  $c$  hat ihre typische Lage, ihre gabelförmigen Endäste erreichen stets die laterale Konvexität.  $c_1$  ist erheblich länger als  $c_2$ . Die Furche  $f$  beschreibt einen langen Bogen, welcher der Mantelkante des Temporallappens sehr genau parallel läuft. Nur vorn und hinten schneidet sie zuweilen in die Mantelkante ein. Aus ihr entspringt etwa in der Mitte des Verlaufs eine kurze, senkrecht aufsteigende, in die temporale Mantelkante an deren oft erwähnter Einbuchtung einschneidende Furche, welche wir als  $f'$  bezeichnen. Die Entwicklung von  $f'$  ist bei den verschiedenen Hemisphären sehr verschieden <sup>2)</sup>. Zuweilen ist kaum

1) Zuweilen ist  $G$  so weit nach hinten verschoben, daß auch an eine Homologisierung mit  $B$  gedacht werden könnte.

2) Vgl. *Lagothrix*.



mehr als eine winklige Knickung der Furche  $f$  an dem bez. Punkt vorhanden. Die Furche  $x$  schneidet in die Mantelkante zwischen  $c_2$  und  $f$  ein. Das vordere Ende von  $f$  liegt unterhalb des vordersten Teilstückes von  $i$ . Zwischen  $c$  und  $f$  findet sich fast stets eine Zwischenfurche  $D$ , welche oft stark nach hinten und unten konvex ist. Die Furche  $y$  hat ihre typische Lage.

Die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Cynocephalusgehirnes sind folgende:

1)  $a$  nähert sich dem hinteren Ende von  $S$ , um  $S$  dann im Bogen zu umkreisen.

2) Im Bereich der oberen Lippe von  $S$  liegen zwei Transversalfurchen  $N$  und  $M$ , eine vor und eine hinter der Furche  $n$ . Außerdem liegt öfter eine Furche  $O$  zwischen  $l$  und  $S$ .

3)  $n$  zeigt im unteren Abschnitt eine winklige Abknickung nach hinten.

4)  $q$  und  $q'$  bilden zusammen ein lateinisches T. Im vorderen Winkel des T beginnt die Furche  $r$ .

5) Die Furche  $h$  schneidet selten in die laterale Konvexität ein, statt dessen erscheint eine selbständige Furche  $R$ .

6)  $l$ ,  $e$ ,  $k$  und  $m$  liegen wie bei *Cebus*, doch ragt  $k$  tief und weit zwischen  $m$  und  $l$  in die laterale Konvexität hinein. Auf der Medialfläche endet  $k$  bzw.  $w$  oft gablig.

7) Der Querbalken der orbitalen  $H$ -Furche fehlt oft.

8) Das System  $z$ ,  $J$  und  $H$  zeigt noch große Variabilität.

9)  $b$  gehört ganz der lateralen Konvexität an und beschreibt einen nach oben offenen Bogen.

10)  $x$  verschmilzt gar nicht oder nur scheinbar mit  $u$ .

11) Stets findet sich zwischen  $c$  und  $f$  eine Zwischenfurche  $D$ .  $f$  giebt eine Furche  $f'$  in die Einbuchtung des temporalen Mantelrandes ab.

12)  $G$  umkreist bogenförmig das untere Ende von  $w$ .

13)  $d_4$  ist ab und zu,  $C$  stets vorhanden.  $d_2$  schneidet hinter  $o$  in die mediale Mantelkante.

14)  $i_1$  reicht sehr weit auf die Basalfläche.

## b) Cercopithecidae.

### 1. *Macacus*.

Wir beginnen mit der Gattung *Macacus*, weil diese in vielen Beziehungen den Übergang von den Cynocephaliden zu den Cercopitheciden vermittelt. Zur Verfügung standen uns:

- 2 Hemisphären von *Macacus radiatus* DESM.,  
 8 Hem. von *M. cynomolgus* DESM.,  
 12 „ „ *M. rhesus* DESM.,  
 4 „ „ *M. silenus* (*Silenus veter* L.),  
 6 „ „ *M. inuus* CUV. (*Inuus ecaudatus* GEOFFR. =  
*Inuus silvanus* L.),  
 4 „ „ *M. nemestrinus*,  
 2 „ „ *M. speciosus*.

In der Litteratur finden sich genauere Abbildungen des Macacusgehirnes bei RÜDINGER<sup>1)</sup> (*Mac. cynomolgus*), bei FLOWER<sup>2)</sup> (*Mac. rhesus sive erythraeus*), bei BROCA<sup>3)</sup> (*Mac. rhesus*) und endlich namentlich bei CUNNINGHAM<sup>4)</sup> und WERNICKE<sup>5)</sup>.

Die Furche *S* (s. Fig. 21) zeigt meist einen sanfter ansteigenden vorderen und einen steiler ansteigenden hinteren Abschnitt.

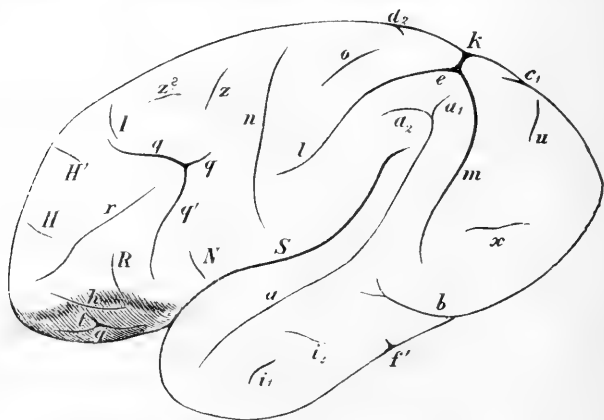


Fig. 21. *Macacus inuus*. Laterale Konvexität.

Das oberste Ende biegt meist wieder in einer sagittalen Richtung ab, ähnlich wie dies auch bei *Cynocephalus* sehr häufig

1) Festschrift für HENLE, 1882.

2) *Philosoph. Transact. of the Royal Soc.*, 1862.

3) BROCA, *Recherches sur les centres olfactifs*. *Revue de l'anthrop.*, 1879.

4) CUNNINGHAM, *Surface anatomy*. Die älteren Abbildungen von TIEDEMANN (*M. erythraeus* und *nemestrinus*) sind wegen ihrer Ungenauigkeit fast unbrauchbar.

5) *Arch. f. Psychiatrie*, Bd. 6. W. bildet *Macacus inuus*, *radiatus* und *nemestrinus* ab. Auch die Abbildung von *Cercopithecus cynomolgus* (= *M. cynomolgus*) bei MEYNEBT, *Arch. f. Psych.*, Bd. 7, gehört hierher.

vorkommt. Im Bereich der oberen Lippe und zwar des vorderen Abschnitts findet sich eine kleine Furche, welche in ihrer Richtung ganz mit der Furche *N* des *Cynocephalus*gehirns übereinstimmt. Zuweilen finden sich zwei Furchen, eine seichte, eine kleine Arterie enthaltende Furche, welche in die obere Lippe einschneidet, und eine tiefere, in der Flucht der letzteren gelegene; wir bezeichnen in solchen Fällen die letztere als *N*. Vgl. TURNER, l. c., p. 165.

Die Furche *a* verläuft ebenso wie bei *Cynocephalus*, doch nähert sie sich dem Ende von *S* nicht in gleichem Maße. Den Gabelast *a*<sub>2</sub> haben wir nur bei *Macacus inuus* gefunden. Auf einer Hemisphäre von *Macacus rhesus* zerfällt *a* am oberen Ende spitzwinklig in zwei Gabeläste. Auf einer Hemisphäre war auch *a*<sub>3</sub> angedeutet.

Die Furche *i* besteht stets aus zwei, zuweilen aus drei getrennten Teilen; der vordere ist immer, der hintere meist sagittal gestellt. Die Furche *n* zeigt völlig denselben Verlauf wie bei *Cynocephalus*, doch ist das Knie nicht so deutlich. Die Furche *o* ist stets deutlich vorhanden und stellt meist eine einfache gerade Linie dar. Auf einer Hemisphäre von *Macacus speciosus* besteht sie aus zwei Teilstücken. Das System *l* + *e* + *m* stellt sich zunächst ganz wie bei *Cynocephalus* dar. Die Länge sowohl von *l* wie von *m* ist großen Schwankungen unterworfen. Ein genaueres Eingehen in die Tiefe der Furchen lehrt, daß *l* resp. *e* (siehe früher) an der Mantelkante mit zwei Ästen endet. Der schwächere (*e'*) wendet sich medialwärts zur Mantelkante (vor *k*), der stärkere (*e''*) zieht im Bogen abwärts. Die Furche *k* ist weniger stark entwickelt als bei *Cynocephalus*, die Furche *m* zeigt keine Abweichungen. Nur bemerkt man im Grunde des Operculums, d. h. also auf der von dem Operculum bedeckten vorderen Lippe der Furche zuweilen eine seichte Nebenfurche. Die Furchen *M* und *O* fanden wir auf einzelnen Hemisphären angedeutet. CUNNINGHAM fand sie in der Hälfte seiner Hemisphären.

Im Occipitallappen ist die Furche *u* kaum in der Hälfte der Fälle vorhanden. Die Furche *x* ist gleichfalls zuweilen nur angedeutet. Wo sie sich überhaupt findet, beginnt sie hinter *m* und zieht fast geradlinig auf den Occipitalpol zu. Auf einer Hemisphäre von *Macacus cynomolgus* zerfällt *x* in zwei Stücke. Wo *u* vorhanden ist, läuft es *m* in seinem oberen Abschnitt parallel. Bei *Mac. cynomolgus* fanden wir zweimal, daß auf einer Hemisphäre *x* deutlich vorhanden war, während es auf der anderen

vollständig fehlte. Das völlige Fehlen beider Furchen  $u$  und  $x$  haben wir kein einziges Mal beobachtet <sup>1)</sup>).

Die Furche  $b$  erscheint auf dem Temporallappen in ihrer typischen Lage zwischen  $i_3$  resp.  $a$  einerseits und  $m$  andererseits. Während bei *Cynocephalus*  $b$  in seinem ganzen Verlauf im wesentlichen der lateralen Konvexität angehört, schneidet es bei *Macacus* in den unteren Mantelrand ein und verläuft noch eine weite Strecke auf der Basalfläche, wo wir es wieder aufsuchen werden <sup>2)</sup>).

Im Stirnlappen hat  $z$  stets eine transversale Lage, nur auf einer Hemisphäre von *Mac. radiatus* und einer von *Mac. inuus* fanden wir die bei *Cynocephalus* noch vorherrschende sagittale Lage wieder. Die Furche  $J$  ist häufig angedeutet. Das System  $q + q'$  ist stets vorhanden. Der Schenkel  $q'$  steht fast genau transversal, er steigt sehr steil von unten vorn nach hinten oben auf. Das untere Ende biegt meist etwas nach hinten um. Von der Sylvischen Furche bleibt es durchschnittlich 0,6 cm entfernt (an Spiritusgehirnen). Der Schenkel  $q$  variiert sehr erheblich. Meist verläuft er von hinten unten schräg nach oben vorn. Bald steht er genau rechtwinklig zu  $q'$ , bald bilden beide zusammen einen nach hinten konvexen Bogen. Der hintere Abschnitt ist erheblich seichter und kürzer als der vordere. Auf 8 Hemisphären ist der vordere Schenkel allein vorhanden und der hintere verkümmert. Das ganze System hat in diesen Fällen statt der T-Figur eine F- oder Hakenfigur <sup>3)</sup>. Die Furche  $r$  verläuft ebenso wie bei *Cyno-*

1) GRATIOLET (l. c. p. 42) scheint öfter den Occipitallappen völlig glatt (absolutement lisse) gefunden zu haben. — Wenn  $x$  und  $u$  beide vorhanden sind, so reicht  $x$  nicht bis an  $u$  heran (vgl. jedoch MEYNER).

2) Bei oberflächlicher Betrachtung möchte man vielleicht geneigt sein, die Furche, welche wir bei *Ateles*, *Cebus* u. a. als  $x$  bezeichneten, mit der jetzt von uns als  $b$  bezeichneten Furche des *Macacus*-gehirns zu homologisieren und zu Gunsten einer solchen Deutung die Ähnlichkeit der Lage anführen. Diese Ähnlichkeit ist nur oberflächlich. Entscheidend ist auf der lateralen Konvexität die Lagebeziehung zu  $m$ :  $x$  endet hinter  $m$ ,  $b$  vor  $m$ .

3) Bei *Macacus speciosus* erhält die  $q + q'$ -Furche eine ganz eigenartige Gestalt dadurch, daß sie — wenigstens auf einer Hemisphäre — mit  $z$  verschmilzt. Dabei handelt es sich nicht etwa um die Verbindung durch eine Gefäßfurche, sondern um eine direkte Kontinuität von  $q$  und  $z$ . Es geht also  $q'$  in den hinteren Schenkel von  $q$  und dieser in  $z$  über; der vordere Schenkel von  $q$  ist sehr schwach entwickelt. Auf der anderen Hemisphäre desselben Gehirns ist die Verschmelzung ganz dieselbe, nur findet sich oberhalb der Gesamtfurche noch eine kurze sagittal gestellte Furche (Teilstück von  $z$ ?) angedeutet.

cephalus. Die Furche  $H$  ist stets sehr deutlich in transversaler Lage vorhanden. Oft ist sie mit  $r$  durch eine seichte Gefäßfurche verbunden. Auf die vor  $H$  gelegenen Furcheneinschnitte in der medialen Mantelkante werden wir bei Besprechung der Medialfläche des Gehirns zurückkommen. Hinter  $H$  ist meist noch die Furche  $J$  deutlich zu erkennen. Sie liegt etwas hinter dem vorderen Ende des vorderen Teilstückes von  $q$ <sup>1)</sup>. Zwischen  $J$  und  $z$  existiert meist keine weitere Furche. Auf manchen Hemisphären ist nur  $H$  und  $z$  vorhanden. Ab und zu findet sich parallel  $H$  noch die Furche  $H'$  (vor dem vorderen Ende des vorderen Teilstücks von  $q$ ).

Auf der Orbitalfläche fanden wir meist folgende Furchenlagerung.  $g$  d. h. also der mediale Schenkel des H-förmigen, orbitalen Furchensystems verläuft nicht geradlinig, sondern besteht aus zwei in flachem, stumpfem Winkel zusammenstoßenden Teilen. Aus dem lateralwärts gekehrten Scheitel dieses Winkels entspringt Querast  $t$ , der weiterhin in die Furche  $h$  übergeht. Diese letztere, d. h. der laterale Schenkel der H-förmigen Furche, ist in ihrem hinteren, d. h. hinter  $t$  gelegenen Teilstück meist verkümmert, das vordere, aus  $t$  direkt hervorgehende Teilstück biegt nach kurzem sagittalen Verlauf lateralwärts ab und schneidet tief in den unteren Mantelrand ein. Dieser Einschnitt liegt 1 cm vor  $q'$ . Zwischen ihm und  $q'$  findet man oft noch eine weitere, quergestellte seichte Furche, welche offenbar der Furche  $R$  des Cynocephalusgehirns entspricht und zuweilen noch in den Mantelrand einschneidet. Zuweilen fehlt auch der Querast  $t$ , und  $g$  und  $h$  erscheinen als getrennte Parallelfurchen.

Auf der Medialfläche (s. Fig. 22) hat  $d$  seine typische Lage, sein hinteres Ende  $d_2$  schneidet bald in die Mantelkante ein, bald nicht; das vordere Ende  $d_4$  schneidet meist vor der Furche  $H$  in die Mantelkante ein. Nicht selten steigen von  $d$  außer diesem  $d_4$  einige weitere Äste senkrecht zur Mantelkante auf. Diese Äste treten zu den Furchen  $H$  und  $H'$  in sehr variable Beziehungen. Auf einer Hemisphäre von *Macacus inuus* fanden wir überhaupt nur einen Einschnitt vor  $H$  und statt des Einschnitts  $d_4$  eine selbständige, vom Balkenknie senkrecht zur Mantelkante auf-

1) Zuweilen verschmilzt  $J$  mit  $q$ . Die Gesamtfurche zeigt alsdann zwei rechtwinklige Knickungen, die erste bei dem Übergang von  $q'$  in  $q$ , die zweite bei dem Übergang von  $q$  in  $J$ . Dieselbe stellt sich dann ähnlich dar, wie auf der GABROD'schen Darstellung des Gehirnes von *Gelada Rueppellii*.

steigende Furche. Der absteigende Ast  $d_3$  war auf keiner Hemisphäre deutlich entwickelt. Parallel dem Balkenrostrum steigt vor dem Balkenknie eine tiefe Furche auf, welche die Mantelkante noch vor  $H$  erreicht und mit der Furche  $C$  des Cynocephalusgehirns identisch ist. Die Furche  $k$  resp.  $w$  reicht auf der medialen Fläche nicht weit. Unten gabelt sie sich stets in die Äste  $w_1$  und  $w_2$ . Der hintere Ast wendet sich meist nach hinten dem vorderen Gabelast der Furche  $c$  zu. Die Furche  $G$

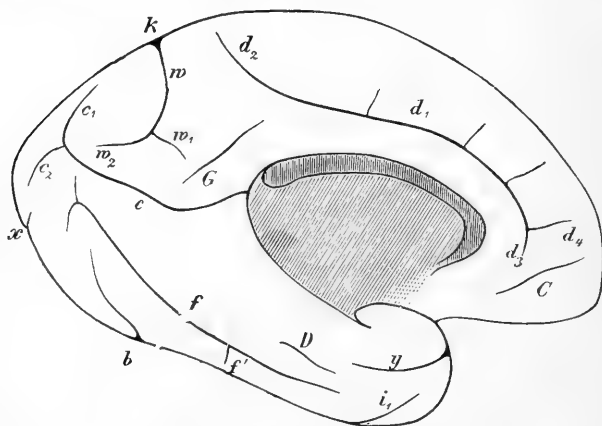


Fig. 22. *Macacus rhesus*. Medialfläche.

umzieht das untere Ende von  $w$ , ähnlich wie bei *Cynocephalus*, doch findet sich statt des bogenförmigen Verlaufs häufiger ein sagittaler. Die Furche  $K$  haben wir nur auf einer Hemisphäre von *Macacus rhesus* und einer von *Macacus radiatus* gefunden. Zuweilen ist  $G$  so weit vorn gelegen, daß es wenigstens zum Teil auch  $K$  entsprechen könnte.

Die Furche  $c$  hat meist ihre typische Lage. Ihre gegabelten Endäste schneiden meist nicht in die Mantelkante ein und sind ungefähr gleich lang. Auf je einer Hemisphäre von *Macacus silenus* und *Macacus cynomolgus* fehlte der untere resp. hintere Gabelast  $c_2$ . Die Furche  $f$  beginnt in typischer Weise zwischen der Furche  $y$  und dem vorderen Teilstück von  $i$  und wendet sich in einem nach oben leicht konkaven Bogen nach hinten. In der Regel erreicht sie die Mantelkante nicht, sondern biegt vorher nach oben ab und schneidet zuweilen noch in die untere Lippe der Furche  $c$  vor deren gabeliger Schlußteilung ein. Nur auf der eben erwähnten einen Hemisphäre von *Macacus silenus* zieht  $f$  fast bis zur hinteren Mantelkante und endet hier mit zwei Gabelästen. Die Furche  $D$  zwischen  $c$  und  $f$  ist nur selten und dann

schwach angedeutet. Die Furche  $b$  verläuft der Furche  $f$  fast genau parallel und nähert sich auf manchen Hemisphären dem hinteren Mantelrand bis auf 1 cm. Nicht selten kommt es zu einer scheinbaren Kommunikation von  $b$  und  $f$ , indem eine Querfurche den von  $b$  und  $f$  begrenzten Rindenlappen durchzieht. Aus der Furche  $f$  entspringt öfters im Bereich der Einbuchtung des unteren Randes des Temporallappens eine aufsteigende, kurze, aber tiefe Furche, welche in die laterale Konvexität einschneidet und offenbar dem Ast  $f'$  des Cynocephalusgehirns entspricht <sup>1)</sup>. Der Einschnitt von  $x$  findet sich in ganz typischer Weise zwischen dem hinteren Ende von  $f$  und  $c_2$ . Zuweilen findet sich noch eine seichte Furche zwischen  $f$  und  $y$  ( $A$ ).

In folgendem fassen wir die Abweichungen des Macacusgehirns <sup>2)</sup>

1) Die FLOWER'sche Abbildung stimmt mit der unserigen gut überein. Die von ihm angegebene Teilung der Furche  $D$  in drei Einzelstücke haben auch wir gelegentlich beobachtet.  $f'$  und  $k$  sind auch bei ihm vorhanden,  $x$  und  $w_2$  fehlen. Die vorzügliche Abbildung BROCA's stimmt mit unseren Beobachtungen absolut überein, wenn wir von dem Fehlen der Furche  $A$  absehen. Übrigens ist oft schwer zu entscheiden, ob eine Furche als ein stark nach hinten gerücktes Teilstück von  $D$  oder als  $A$  zu bezeichnen ist.

2) GRATIOLET glaubt zwischen den kurzschwänzigen Makakarten (*M. erythraeus*) und den wahren Makakarten (*M. inuus*) scharf unterscheiden zu können. Die obere Etage des Stirnhirns und der oberste Abschnitt der hinteren Centralwindung (*deuxième pli ascendant*) sollen bei dem Magot erheblich breiter sein. — Wir geben daher im folgenden einige Zahlen:

		$F$	$P$	$L$	$F'$	$P'$
Macacus erythraeus	$\left\{ \begin{array}{l} r \\ l \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} 1,6 \\ 1,6 \end{array}$	$\begin{array}{l} 2,0 \\ 2,0 \end{array}$	8,5	18,8	23,5
" "	$\left\{ \begin{array}{l} r \\ l \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} 1,7 \\ 1,6 \end{array}$	$\begin{array}{l} 1,6 \\ 1,6 \end{array}$	8,0	20,6	20,0
" "	$\left\{ \begin{array}{l} r \\ l \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} 1,5 \\ 1,4 \end{array}$	$\begin{array}{l} 1,8 \\ 1,8 \end{array}$	8,3	17,5	22,0
" speciosus	$\left\{ \begin{array}{l} r \\ l \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} 1,4 \\ 1,6 \end{array}$	$\begin{array}{l} 2,2 \\ 2,0 \end{array}$	10,2	14,7	20,6
" nemestrinus	$\left\{ \begin{array}{l} r \\ l \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} 1,8 \\ 1,9 \end{array}$	$\begin{array}{l} 2,2 \\ 2,0 \end{array}$	11,2	16,5	18,8
" "	$\left\{ \begin{array}{l} r \\ l \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} 1,4 \\ 1,3 \end{array}$	$\begin{array}{l} 1,6 \\ 1,5 \end{array}$	8,1	16,6	19,1
" inuus	$\left\{ \begin{array}{l} r \\ l \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} 1,4 \\ 1,3 \end{array}$	$\begin{array}{l} 1,6 \\ 1,7 \end{array}$	8,0	16,9	20,6
" cynomolg.	$\left\{ \begin{array}{l} r \\ l \end{array} \right.$	$\begin{array}{l} 1,7 \\ 1,8 \end{array}$	$\begin{array}{l} 1,9 \\ 1,9 \end{array}$	8,7	20,1	21,8

von den früher besprochenen Gehirnen, namentlich von dem Cynocephalusgehirne kurz zusammen:

1) Die Furchen  $a$  und  $S$  sind mit ihren hinteren Enden einander weniger genähert;  $a_2$  fehlt häufiger.

2) Die Furche  $k$  resp.  $w$  ist kurz und gabelt sich auf der Medialfläche an ihrem unteren Ende.

3)  $z$  steht fast stets transversal.

4) Der hintere Ast von  $q$  ist sehr häufig verkümmert.

5) Bald fehlt  $u$ , bald fehlt  $x$ .

6)  $d$  zeigt vorn außer  $d_4$  noch mehrere Einschnitte in die Mantelkante; einer derselben kommuniziert öfter mit  $H$ .

7)  $b$  gehört halb der lateralen Konvexität, halb der Basalfläche an.

8)  $f$  giebt zuweilen den Fortsatz  $f'$  ab.

Über die Insel bemerken wir anhangsweise, daß wir sie auf zwei Hemisphären, welche wir daraufhin untersuchten, glatt fanden. CUNNINGHAM hat gelegentlich den S. centralis und einmal auch den Sulcus postcentralis gefunden.

## 2. Cercopithecus.

Zur Verfügung standen uns 44 Hemisphären, welche sich folgendermaßen verteilen:

6	Hemisphären von	Cercopithecus cynosurus	GEOFFR.,
2	Hem. von	Cercop. nictitans	ERXL.,
8	„ „	C. callitrichus	GEOFFR. sive C. sabaeus ERXL.,
4	„ „	C. ruber	KUHL,
2	„ „	C. Campbellii	WATERHOUSE,
2	„ „	C. Lalandii	GEOFFR.,
6	„ „	C. griseo-viridis	DESM. (sive engythithea GRAY),
6	„ „	C. petaurista	ERXL.

Es bezeichnet hier  $F'$  die Entfernung des Vereinigungspunktes der Furchen  $q$  und  $q'$  von der Mantelkante und  $P$  die Entfernung der Furche  $n$  von  $k$  an der Mantelkante,  $L$  die Bogenlänge vom Occipital- bis Frontalpol. Da die Ungleichheit des Alters und der Härtung (ein Gehirn von *M. nemestrinus* und das Gehirn von *M. speciosus*) eine wesentliche Rolle spielt, ist in den Spalten 4 und 5 der Wert von  $F'$  und  $P$  nochmals in Prozenten von  $L$  angegeben ( $F' = \frac{F' \cdot 100}{L}$ ,  $P' = \frac{P \cdot 100}{L}$ ). Es ergibt sich hieraus, daß die GRATIOLET'sche Annahme schwerlich zutreffend ist.

CUNNINGHAM's Arbeit berücksichtigt leider die Macacusarten fast gar nicht.



2 Hem. von *C. diana* ERXL.,

4 „ „ *C. mona*,

2 „ „ *C. patas*.

Die Litteratur enthält zahlreiche Angaben. Wir erwähnen nur die Darstellungen GRATIOLET's<sup>1)</sup>, welcher namentlich *Cercop. sabaeus* und *C. mona* berücksichtigt, ferner FLOWER<sup>2)</sup>, welcher die laterale Konvexität und die Medialfläche eines Gehirns von *C. pygerethrus* DESM. (*Cerc. Lalandii* GEOFFR.) abbildet. Auch bei BROCA<sup>3)</sup>, BISCHOFF<sup>4)</sup>, CUNNINGHAM<sup>5)</sup> u. a. finden sich zahlreiche Einzelangaben.

Die Furche *S* (Fig. 23) verläuft wie bei *Cynocephalus* Einschnitte ihrer oberen Lippe fehlen oft vollständig. Auf einer Hemisphäre von *C. petaurista*, einer von *C. mona*, zwei von *C. patas* und zwei von *C. callitrichos* finden wir die Furche *M* des *Cynocephalus*gehirns wieder<sup>6)</sup>. Sie liegt frei in dem Raum zwischen *n*, *S* und *l*, ist aber durch eine seichte Gefäßfurche mit *S*, bzw. der oberen

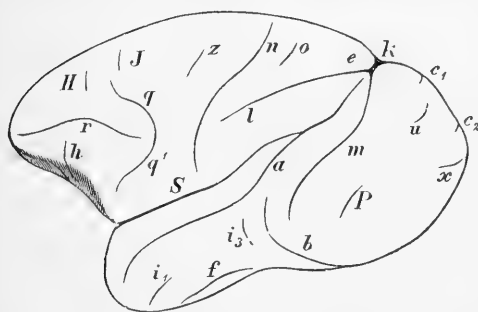


Fig. 23. *Cercopithecus mona*. Laterale Konvexität.

Lippe von *S* verbunden. Auf einer Hemisphäre von *C. cynosurus* schneidet oberhalb der Orbitalfläche eine kleine seichte Furche in fast sagittaler Richtung in den oberen bzw. vorderen Rand von *S* ein.

Die Furche *a* verläuft stets ungeteilt, der Furche *S* nähert sie sich ähnlich wie bei *Cynocephalus*, überragt sie

1) GRATIOLET, l. c., Pl. V, Fig. 3—10. Vgl. außerdem im Text die Figg. 1—3 (S. 26, 28, 30).

2) Philos. Trans., 1862.

3) BROCA, Grand lobe limbique, p. 362 u. passim.

4) BISCHOFF, Großhirnwindungen etc., 1870.

5) CUNNINGHAM, Surface anatomy. Vorzügliche Abbildungen verdanken wir auch WERNICKE, „Das Urwindungssystem des menschlichen Gehirns“, Arch. f. Psych., Bd. 6 (*Cercopithecus sabaeus*).

6) Die Furche *O* finden wir nur auf drei Hemisphären von *C. mona*; sie liegt — entsprechend der geringeren Längenausdehnung von *S* — nicht wie bei *Cynocephalus* zwischen *S* und *l*, sondern zwischen *a* und *l*. Vgl. CUNNINGHAM, l. c., p. 207.

aber ganz erheblich. Zuweilen scheint sie fast in  $e$  einzumünden. Das System  $l + e + m$  verhält sich durchaus wie bei *Macacus*, nur endet  $k$  gegenüber  $m$ , nicht so deutlich vor  $m$ . Die topographischen Verhältnisse in der Tiefe sind dieselben wie bei *Cebus*, *Cynocephalus* etc.  $o$  und  $n$  zeigen keine Lageveränderung, doch ist  $o$  meist seichter und kürzer als bei *Macacus*. Nur bei *C. patas* fanden wir  $o$  tiefer. Die Furche  $i$  besteht aus zwei oder drei Stücken, das vordere  $i_1$  ist sehr weit nach vorn und basalwärts verschoben, so daß auf der lateralen Konvexität auf vielen Hemisphären nur ein kleines Stück sichtbar ist. Meist ist es dem Anfangsstück von  $a$  parallel gerichtet. Auf zwei Hemisphären eines und desselben Gehirns von *C. callitrichos* krümmt sich das untere Ende von  $a$  sehr deutlich nach hinten und wird von  $i_1$  im Halbkreis umzogen. Auf je einer Hemisphäre von *C. Lalandii*, *C. petaurista* und *C. patas* fand sich eine scheinbare Kommunikation von  $f$  und  $i_1$ .  $i_2$  fehlt öfter, seine Lage schwankt sehr.  $i_3$  liegt  $b$  parallel. Die Furche  $b$  selbst verläuft stets wie bei *Macacus*, beginnt also zwischen  $m$  und  $a$ , schneidet in den unteren Mantelrand ein <sup>1)</sup> und verläuft noch ziemlich weit nach hinten auf der Basalfläche. Auf dem Occipitallappen ist  $x$  nur auf der Hälfte unserer Hemisphären erkennbar und schneidet meistens in die hintere Mantelkante zwischen  $c_2$  und  $b$  ein.  $u$  ist meist nur in Spuren vorhanden, am häufigsten in Gestalt einer seichten, von  $x$  sich abzweigenden Furche. Die Furche  $P$  des *Cynocephalus*gehirns war auf einer Hemisphäre von *C. callitrichos* deutlich vorhanden. Am besten war stets das hinterste Stück von  $x$  zu erkennen. Die Abbildung FLOWER's stimmt mit dieser Darstellung gut überein. Mitunter ist von  $x$  überhaupt nur der hinterste der Medialfläche angehörige Abschnitt vorhanden.

In dem System  $q + q'$  fehlt der hintere Abschnitt des  $q$  nunmehr stets, nur auf einer Hemisphäre von *C. diana* und den beiden von *C. patas* war er angedeutet. Der vordere Abschnitt von  $q$  biegt, wie wir dies bereits bei *Macacus inuus* einmal beobachten konnten, nach anfänglichem sagittalen Verlauf vorn oft medialwärts zur Mantelkante ab.  $r$  zeigt keinerlei Besonderheiten. Die Furchen  $g$  und  $h$  verhalten sich wie bei *Macacus*, doch kann der Querschenkel des  $H$  zuweilen fehlen (*Cerc. Camp-*

1) Der Einschnitt liegt, wie gewöhnlich, erheblich hinter der Kerbe des Temporalrandes. Eine Gabelung am oberen Ende haben wir nur je einmal bei *C. cynosurus* und *C. callitrichos* beobachtet. Mehrfach haben wir Scheinkommunikationen mit  $i_3$  gesehen.

bellii) oder auch  $g$  und  $h$  verbinden (Cerc. petaurista). Den Einschnitt von  $h$  in den unteren Mantelrand vermiften wir nie. Sehr häufig sahen wir auch, wie bei Macacus,  $h$  in zwei Teile zerfallen und den vorderen mit  $t$  verschmelzen.

$z$  fehlt oft; wo es vorhanden ist, liegt es wie bei Macacus.  $J$  ist nur selten angedeutet, desgleichen  $H$ . Die Furche  $R$  fanden wir namentlich bei *C. patas* sehr deutlich ausgeprägt (s. Fig. 24).

Auf der Medialfläche (s. Fig. 25) zeigt  $d$  keine Abweichungen. Hinten endet  $d$  meist mit  $d_2$ .  $d_4$  schneidet oft vor  $H$  ein.  $d_3$  reicht sehr weit abwärts. Meist ist eine deutliche Furche  $C$  vorhanden.  $k$  resp.  $w$  ist ebenso tief und lang wie bei *Cynocephalus*. Auch die gabelige Spaltung der Furche  $w$  an ihrem unteren Ende haben wir stets gefunden.  $w$  ist so stark nach hinten gerichtet, daß es  $c_1$  fast parallel läuft. Sehr häufig war auch  $K$  nachweisbar.  $G$  beschreibt um das untere Ende von  $w$  denselben Haken wie bei *Cynocephalus*.

Die Furche  $c$  endet stets gabelförmig. Meist schneidet nur ihr vorderer Gabelast eben in die Mantelkante ein.  $f$  hat meist seine typische Lage: es beginnt zwischen  $i_1$  und  $y$  und endet zwischen  $b$  und  $c$ ; oft mündet  $f$  scheinbar in die Furche  $c$  ein und zwar da, wo diese vor ihrer gabeligen Teilung nach oben abbiegt. Die Furche  $b$  läuft in ihrem Endstück  $f$  parallel. Zwischen  $f$  und  $c$  ist stets deutlich die Furche  $D$  zu erkennen. Bei *C. patas* und einzelnen Hemisphären anderer Arten ändert sich die Furchenlagerung insofern, als  $f$  in seinem hinteren Abschnitt sehr verkürzt ist<sup>1)</sup> und die mächtig



Fig. 24. Orbitalfurchen der linken Hemisphäre eines Gehirns von *Cercopithecus patas*. Ansicht von unten und hinten (zugleich etwas von der Seite).

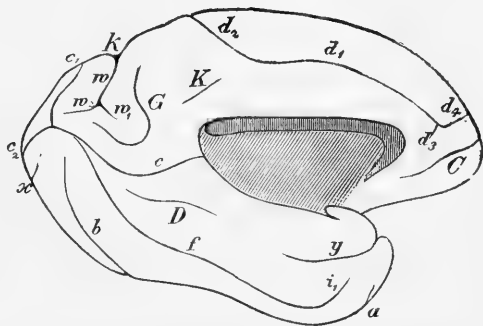


Fig. 25. Medialfläche des Cercopithecusgehirns (aus mehreren Hemisphären von *Cerc. mona* und *callitrichos* kombiniert).

Teilung nach oben abbiegt. Die Furche  $b$  läuft in ihrem Endstück  $f$  parallel. Zwischen  $f$  und  $c$  ist stets deutlich die Furche  $D$  zu erkennen. Bei *C. patas* und einzelnen Hemisphären anderer Arten ändert sich die Furchenlagerung insofern, als  $f$  in seinem hinteren Abschnitt sehr verkürzt ist<sup>1)</sup> und die mächtig

1) Nach der Abbildung WERNICKE's (l. c., Taf. IV, Fig. 14) scheint dieselbe Lagerung auch schon bei *Macacus radiatus* vorzu-

entwickelte Furche *D* an Stelle von *f* in den freien Raum zwischen *c* und *b* eindringt (s. Fig. 26).

Auf einer Hemisphäre von *Cerc. callitrichos* und auch einer von *C. griseo-viridis* ist *f* besonders kurz, und außerdem giebt *c* an der erwähnten Übergangsstelle einen Ast nach vorn und unten ab, welcher *f* entgegenzieht, ohne es zu erreichen.

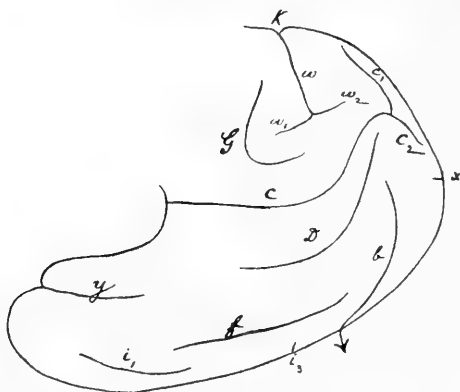


Fig. 26. Hinterer Teil der Medialfläche einer Hemisphäre von *Cercopithecus patas*.

Noch abweichender gestalten sich die Verhältnisse auf einer Hemisphäre von *Cerc. cynosurus*. Hier ist *f* ungewöhnlich lang und biegt im hinteren Abschnitt stark nach oben ab, um schließlich sich in zwei Gabeläste zu spalten, welche ganz die typische Lage der Gabeläste von *c* haben; diese letztere Furche ist auf eine seichte

Furche reduziert, welche von *f* nach vorn oben zum Sulcus corporis callosi zieht. Den Fortsatz *f'* fanden wir einige Male schwach angedeutet. Das vordere Ende von *f* liegt oft unmittelbar hinter dem hinteren Ende von *i*<sub>1</sub>.

Die Haupteigentümlichkeiten des *Cercopithecus*gehirns sind folgende:

1) *a*<sup>1)</sup> überragt *S* erheblich, bleibt aber weit von ihm getrennt; *i* ist weit nach vorn und unten verschoben.

2) *k* + *w* ist ebenso stark entwickelt wie bei *Cynocephalus*, *w* spaltet sich am unteren Ende.

3) *u* ist fast stets rudimentär, *x* ist öfters wenigstens andeutungsweise vorhanden.

4) *b* verläuft teils auf der lateralen Konvexität, teils auf der Basalfläche.

kommen. Auf dem von uns untersuchten Gehirn dieser Species fanden wir nichts Analoges, sondern die typische Anordnung, wie wir sie oben für *Macacus* beschrieben haben.

1) Als Kuriosität möchten wir noch erwähnen, daß auf einer Hemisphäre von *C. callitrichos* *a* in der Höhe des hinteren Endes von *S* von einer 1 cm breiten Brücke unterbrochen war.

5) Der hintere Ast von *q* fehlt, der vordere biegt vorn oft medialwärts ab.

6) Die Furche *h* schneidet in den unteren Mantelrand ein. *R* ist ab und zu vorhanden.

7) Die Furche *f* ist zuweilen sehr kurz und wird dann durch *D* vertreten.

8) *G* bildet eine deutliche Bogenfurche um das untere Ende von *w*<sup>1)</sup>.

### 3. *Cercocebus*.

Es standen uns zur Verfügung:

2 Hemisphären von *Cercocebus collaris* GRAY,

6 „ „ „ *Cercocebus fuliginosus* GRAY.

Die Sylvische Furche *S* (s. Fig. 27) ist ziemlich kurz. In ihrer oberen Lippe liegt, sowohl vor wie hinter der Furche *n*, eine seichtere, quergestellte Furche, welche bald in die Lippe einschneidet, bald nicht.

Diese beiden Furchen sind offenbar als *N* und *M* zu bezeichnen.

Die Furche *a* überragt *S* sehr erheblich; dem oberen Ende von *S* kommt *a* nicht ganz so nahe wie bei *Cercopithecus*. Auf einer Hemisphäre von *Cercocebus fuliginosus* kommt es zu einer scheinbaren Verschmelzung. Das System *l + e + m + k* verhält sich ebenso wie bei *Cercopithecus*, doch reichen seine Schenkel gewöhnlich weiter lateralwärts als bei diesem<sup>2)</sup>. Auch die Furchen *n* und *o* bieten nichts Neues. Die

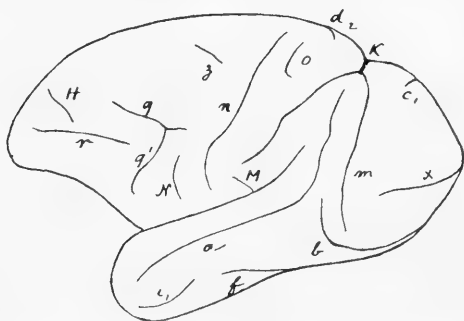


Fig. 27. *Cercocebus collaris*. Laterale Konvexität.

1) Auf der Abbildung FLOWER's geht *d* — wenigstens scheinbar — in *G* über. Auch GRATIOLET's Abbildung gibt nicht die typische Form der Furche *G* wieder. Mit der GRATIOLET'schen Angabe, daß bei *C. patas* der zweite Pli de passage externe besonders deutlich sei, stimmen unsere Beobachtungen nicht überein.

2) Die Abbildung, welche CUNNINGHAM in seiner Arbeit über die Intraparietalfurche vom Gehirne eines *Cercocebus aethiops* giebt, erlaubt kein sicheres Urteil über das Lageverhältnis dieser Furchen zu einander; jedenfalls schneidet *k* vor *m* in die Mantelkante ein. Genauere, mit den unserigen im wesentlichen sich deckende Angaben finden sich in dem neueren Werk CUNNINGHAM's, S. 229,

Furche  $i$  besteht meist aus zwei Stücken, seltener aus einem. Die Furche  $b$  verläuft in ihrem hintersten Teile bei *Cercocebus fuliginosus* auf der Basalfläche, bei *Cercocebus collaris* erreicht sie diese kaum. Die Furche  $x$  ist stets sehr mächtig und zieht, zugleich sanft ansteigend, nach hinten. Auf der Medialfläche erscheint sie unterhalb  $c_2$ .  $u$  ist meist nur als ein seichter, vom vorderen Ende der Furche  $x$  medialwärts ziehender Seitenast angedeutet, nur auf einer Hemisphäre stellt  $u$  eine isolierte, transversal gestellte Furche dar.

Im Stirnhirn hat das System  $q + q'$  seine typische Lage, der Ast  $q'$  ist mit seinem unteren Ende meistens etwas vorwärts gerichtet. Der hintere Abschnitt von  $q$  ist stets sehr schwach ausgeprägt, der vordere ähnlich wie zuweilen bei *Cercopithecus* oft medialwärts gewandt. Die Furche  $r$  verläuft sagittal, das vordere Ende ist meist medialwärts gewandt, und zwar namentlich dann, wenn der vordere Abschnitt von  $q$  stärker medialwärts abbiegt.  $z$  und  $J$  sind häufig angedeutet, desgleichen  $H$ . Letzteres sowie  $J$  scheinen in der Regel nur dann zu fehlen, wenn die erwähnte Abbiegung des vorderen Abschnittes von  $q$  zur Mantelkante sehr ausgeprägt vorhanden ist. Es wird hierdurch die Vermutung nahe gelegt, daß in einer solchen Abbiegung des vorderen Abschnittes von  $q$  bald die Furche  $H$ , bald die Furche  $J$  mit enthalten ist.

Für die Orbitalfläche stehen uns klare Bilder nicht zur Verfügung <sup>1)</sup>.

Auf der Medialfläche schneidet  $d$  gar nicht oder nur eben in die Mantelkante ein. Der Einschnitt  $d_4$  ist nur angedeutet. Ob  $d_3$  und  $C$  regelmäßig vorhanden sind, wagen wir auf Grund unserer Bilder nicht zu entscheiden. Die Furche  $k$  resp.  $w$  reicht scheinbar sehr weit abwärts. Sobald sie auf etwa gleiche Höhe mit der Dorsalfläche des Balkens gelangt ist, teilt sie sich in zwei Gabeläste, einen stärkeren, dem Splenium sich zuwendenden und einen schwächeren, nach hinten ziehenden. Die Furche  $K$  fanden wir einmal angedeutet. Die Furche  $c$  hat ihre typische Lage, nur

---

1) Aus den GRATIOLET'schen Abbildungen ergibt sich (Pl. VIII, Fig. 4—6, *C. aethiops*), daß  $g$  und  $h$  vorhanden sind; letzteres schneidet in die laterale Konvexität nicht ein.  $R$  ist angedeutet. Bemerkenswert ist in denselben Abbildungen auch der kurze Ast, welchen  $a$  an seinem hinteren oberen Ende nach vorn und unten abbiegt.

ihr vorderer Gabelast schneidet in die Mantelkante ein. Die Furche *G* fanden wir auf einer Hemisphäre deutlich ausgeprägt.

Die Furchung der Basalfläche (s. Fig. 28), lateralwärts von *c*, zeigt große Schwankungen. Auf den meisten Hemisphären von *Cercocebus fuliginosus* fanden wir eine Anordnung, welche mit derjenigen von *Cercopithecus* durchaus übereinstimmt, d. h. *f* ist sehr kurz und wird sowohl von *b* wie von *c* hinten weit überragt. Zu einem Einmünden von *f* in *c* kommt es jedoch nicht. Auf einer Hemisphäre von *Cercocebus fuliginosus* ist hingegen *f* sehr mächtig entwickelt und endet hinten unterhalb der Gabel der

Furche *c* mit einer zweiten Gabel. Der untere der Gabeläste von *f* dringt in den Raum nahe dem hinteren Ende der Furche *b* und dem Einschnitt der Furche *x* fast bis zur Mantelkante vor. Auf derselben Hemisphäre liegt eine deutliche Furche *D* zwischen *c* und *f*, auch findet sich eine Furche, welche im Sulcus corporis

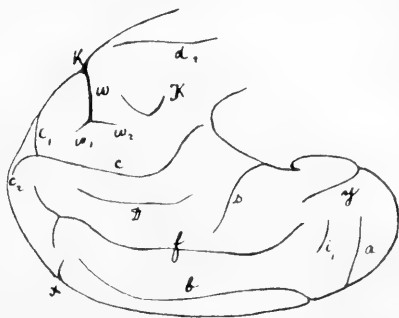


Fig. 28. *Cercocebus fuliginosus*. Ansicht des Occipitotemporalhirns von innen und unten.

callosi beginnt, und dem vorderen Abschnitt der Furche *c* parallel nach hinten und lateralwärts verläuft, ihr hinteres Ende liegt zwischen *f* und *D*. Wir bezeichnen diese Furche als *s*. Vorn endet *f* in typischer Weise zwischen *i*<sub>1</sub> und *y*.

Die Abweichungen des *Cercocebus*gehirns vom *Cercopithecus*gehirn sind im wesentlichen folgende:

1) *a* nähert sich dem hinteren Ende von *S* ähnlich wie bei *Cercopithecus*.

2) *q'* biegt mehr nach vorn, *r* mehr medialwärts ab.

3) *G* ist in ihrer typischen Gestalt nicht vorhanden <sup>1)</sup>.

4) *k* + *w* endet unten mit zwei Gabelästen.

5) *f* ist meist klein und erreicht *c* nicht.

1) Wir bemerken hierzu, daß dies gelegentlich auch bei *Cercopithecus* vorkommt, so z. B. auf einer Hemisphäre von *Cercopithecus petaurista*, dessen Furchung überhaupt derjenigen von *Cercocebus* am nächsten kommt.

## c) Semnopithecidae.

## Semnopithecus.

Zur Verfügung standen uns 10 Hemisphären von *Semnopithecus entellus* Cuv. und eine von *Semnopithecus leucoprymnus* DESM.

Aus der Litteratur führen wir die Darstellungen von GRATIOLET<sup>1)</sup> an, welche *Semnopithecus maurus*, *entellus* und *nasicus* betreffen, ferner die zerstreuten Angaben von BISCHOFF<sup>2)</sup>, BROCA<sup>3)</sup> und FLOWER<sup>4)</sup>; letzterer bildet eine Medialfläche von *Semnopithecus leucoprymnus* ab. Auch CUNNINGHAM kommt an mehreren Stellen seines Hauptwerkes auf *Semnopithecus* zurück. Endlich verdanken wir ROHON<sup>5)</sup> drei Abbildungen des Gehirns von *Semnopithecus entellus*.

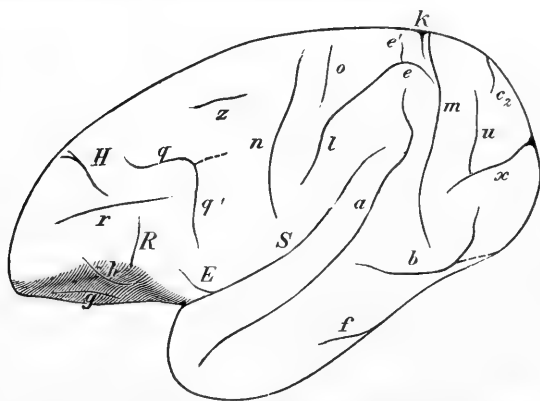


Fig. 29. *Semnopithecus entellus*. Laterale Konvexität. Die gestrichelten Furchen sind einer anderen Hemisphäre derselben Species entnommen.

Die Sylvische Furche bietet nichts Auffallendes (s. Fig. 29).

Der Einschnitt N (zwischen *q'* und *n*) ist öfters vorhanden. Viel regelmäßiger findet man einen weiteren Einschnitt in der oberen Lippe der

Sylvischen Furche,

welcher vor der Furche *q'* aufsteigt. Derselbe ist identisch mit dem Einschnitt, welchen wir auf einer Hemisphäre von *Cercopithecus*

1) l. c., Pl. IV, Fig. 7—12, und Pl. V, Fig. 1 u. 2. Text S. 36 ff.

2) Beiträge zur Anatomie des *Hylobates leuciscus*, Bd. X, Abh. Kgl. Ak. München.

3) *Cerveau du Gorille*.

4) On the posterior lobes of the cerebrum of the *Quadrumanus*. Trans. Philos. Soc., 1862.

5) Zur Anatomie der Hirnwindungen bei den Primaten, München 1884.



cynosurus gefunden haben. Wir bezeichnen ihn mit  $E^1$ ).  $a$  läuft  $S$  parallel und steigt am hinteren Ende von  $S$  medialwärts auf. Auf der einen Hemisphäre von *S. leucoprymnus* ist eine gabelige Teilung am oberen Ende angedeutet<sup>2</sup>). Zwischen  $S$  und  $a$  bleibt stets eine oberflächliche Übergangswindung. Die Furche  $i$  fanden wir bei *S. entellus* kein einziges Mal<sup>3</sup>), auf der Hemisphäre von *S. leucoprymnus* ist  $i$  angedeutet und läuft  $a$  parallel. Die Furchen  $n$  und  $o$  bieten nichts Auffälliges.

Das System  $l + e + m + k$  hat im allgemeinen dieselbe Lage wie bei *Cercopithecus*, doch genügt schon ein geringes Auseinanderbiegen der Furchen, um hier die genaueren Beziehungen kennen zu lernen<sup>4</sup>). Dabei ergibt sich, daß  $e + l$  in Wirklichkeit nur eine einzige Furche bildet, welche an ihrem hinteren Ende abwärts biegt und in der Tiefe der Furche  $m$  endet. Aus dem Scheitel des Bogens, welchen die Furche beschreibt, geht meist ein Spitzenfortsatz  $e'$  hervor, welcher vor  $k$  gelegen ist und seiner Lage nach genau dem gleichen Spitzenfortsatz von *Pithecia monachus* entspricht.  $m$  schneidet hinter  $k$  fast in die Mantelkante ein.

Im Occipitallappen ist  $x$  wiederum sehr stark entwickelt,  $u$  fehlt kein einziges Mal, ist aber seichter und erreicht mit seinem unteren Ende beinahe  $x$ . Stets bemerkt man auf der lateralen Konvexität auch den Einschnitt des unteren Gabelastes von  $c$ . Die Furche  $b$  ist dadurch ausgezeichnet, daß sie an ihrem vorderen Ende meist nicht sehr steil aufsteigt. Daher zieht sie oft am unteren Ende von  $m$  vorbei, ohne aufwärts in den Zwischenraum von  $a$  und  $m$  zu gelangen. Eine scheinbare Kommunikation von  $b$  mit  $i_3$  ist sehr häufig. Wir fanden sie mehrfach bei *S. entellus*, desgleichen bei *S. leucoprymnus* (vgl. auch GRATIOLET<sup>5</sup>), Fig. 9). Zu einem Einschnitt der Furche  $b$  in die Mantelkante kommt es meist gar nicht, vielmehr umzieht  $b$  meist in flachem Bogen das

---

1) BROCA will nur auf einer Hemisphäre ein Rudiment der „branche horizontale antérieure“ gefunden haben.

2) Ebenso auf den Hemisphären, welche GRATIOLET abbildet. Vgl. auch ROHON, Fig. 1—5.

3) Bei GRATIOLET ist sie vorhanden.

4) Schon GRATIOLET hebt dies hervor, p. 37.

5) Wir haben im übrigen von einer Verwertung der GRATIOLET-schen Abbildungen deshalb abgesehen, weil er unzweifelhaft nicht überall die Rindenfurchen streng von den Gefäßfurchen geschieden hat. Vgl. z. B. Fig. 12.

untere Ende von  $m$ , ohne an irgend einem Punkte den unteren bzw. hinteren Mantelrand zu überschreiten. Unterhalb  $i$  gewahrt man in der Regel noch eben den Einschnitt der im übrigen der Basalfläche zugehörigen Furche  $f$ .

Im Stirnlappen hat  $z$  noch einen annähernd sagittalen Verlauf und scheint zuweilen mit  $J$  verschmolzen.  $q'$  steht ziemlich genau transversal, d. h. senkrecht. Der hintere Abschnitt von  $q$  fehlt oder ist ganz schwach angedeutet (*S. leucoprymnus*), der vordere biegt meist vorn etwas medialwärts ab.  $r$  hat seine typische Lage, oberhalb  $r$  verläuft  $H$  in transversaler Richtung; es liegt stets weit vor dem vorderen Abschnitt von  $q$ . Parallel zu  $H$  liegt der Einschnitt der Furche  $C$  in die Mantelkante. Bei ROHON findet sich oberhalb  $r$ , zwischen  $r$  bzw.  $q$  und der Mantelkante eine längere, sagittal verlaufende Furche. Wahrscheinlich entspricht dieselbe auch  $H$ .

Auf der Orbitalfläche ist zunächst  $g$  sofort wieder zu erkennen, zuweilen besteht es aus zwei winklig zusammenstoßenden Ästen. Ebenso ist  $h$  meist deutlich vorhanden, eine quere Verbindungsfurche von  $g$  und  $h$  fehlt zuweilen ganz. Im übrigen finden sich ganz ähnliche Variationen, wie wir sie früher für andere Gattungen beschrieben haben. Die Furche  $R$  des *Cynocephalus*gehirns ist bei *Semnopithecus* ebenso wie bei *Cynocephalus* etc. von  $h$  völlig getrennt, sie schneidet in den unteren Rand des Stirnlappens ziemlich weit hinten ein und dringt in das Rindengebiet zwischen  $r$  und  $q'$  verschieden weit vor.

Für die Medialfläche fehlen uns eigene Untersuchungen aus denselben äußeren Gründen wie GRATIOLET fast vollständig<sup>1)</sup>, wir ergänzen daher unsere Beobachtungen durch die oben erwähnte FLOWER'sche Darstellung.

Danach schneidet  $d$  hinten kaum in die Mantelkante ein,  $C$  ist deutlich vorhanden,  $d_3$  und  $d_4$  wenigstens angedeutet.  $k+w$  scheint unten gabelförmig zu endigen<sup>2)</sup>.  $K$  ist deutlich entwickelt, und oberhalb desselben findet man eine kürzere und gleichfalls sagittal und in der Flucht von  $d$  gelegene Furche. Der eine Gabelast von  $c$  scheint zu fehlen<sup>3)</sup>, wir möchten annehmen,

1) Nur zwei Hemisphären konnten wir in dieser Richtung genau untersuchen.

2) Auf der Abbildung FLOWER's reicht  $w$  bis hart an die Furche  $c$  heran.

3) Die ROHON'sche Abbildung ist in dem fraglichen Punkt nicht ganz klar.

daß der vordere fehlt, da der vorhandene Endast die laterale Konvexität hinter der Furche  $u$  erreicht. Die Furche  $f$  verläuft stark lateralwärts und schneidet, wie bereits oben erwähnt, in die laterale Konvexität ein <sup>1)</sup>. Daß es sich hier wirklich um die Furche  $f$  handelt, geht ganz sicher daraus hervor, daß das vordere Ende der Furche seine typische Lage zwischen  $i$  und  $y$  hat. Hinten bleibt  $f$  vom Mantelrand weit entfernt und wendet sich bei *Cerco-pithecus* etc. schon sehr bald der Furche  $c$  zu, ohne sie zu erreichen. Die Furchen  $D$  und  $s$  sind auf der FLOWER'schen Abbildung deutlich wiederzuerkennen.  $s$  entspringt aus dem Sulcus corporis callosi,  $c$  erreicht diesen auf seiner Abbildung nicht.

Die Eigentümlichkeiten des *Semnopithecus*gehirns lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

- 1)  $a$  ist kürzer und biegt zwar um das hintere Ende von  $S$  herum, verläuft aber dann nicht in der Fortsetzung von  $S$  weiter.
- 2) In der oberen Lippe der Furche  $S$  tritt ein Einschnitt  $E$  auf, welcher vor  $q'$  gelegen ist.
- 3)  $l + e$  entwickelt einen Spitzenfortsatz  $e'$ .
- 4)  $u$  und  $x$  sind stets vorhanden.
- 5)  $k$  und  $e$  sind weniger tief in der Furche  $m$  verborgen.
- 6)  $b$  gehört meist ganz der lateralen Konvexität an.
- 7)  $i_3$  kommuniziert öfters mit  $b$ , es ist sehr schwach entwickelt.
- 8) Der hintere Abschnitt von  $q$  fehlt meist ganz.
- 9) Der Einschnitt  $R$  reicht oft sehr weit auf die laterale Konvexität des Stirnlappens.
- 10) Der vordere Gabelast von  $c$  fehlt.
- 11)  $f$  schneidet in die laterale Konvexität des Temporallappens vorn ein.

#### d) *Hylobatidae*.

##### *Hylobates*.

Von *Hylobates* standen uns zur Verfügung:

- |   |   |                                |
|---|---|--------------------------------|
| 1 | Hemisphäre von <i>Hylobates hooleck</i> | LESSON,                        |
| 2 | „ „                                     | <i>Hyl. lar</i> ILLIGER,       |
| 2 | „ „                                     | <i>Hyl. leucogenys</i> OGILBY. |

Bezüglich der Litteratur verweisen wir auf die ausführliche Darstellung des *Hylobates*gehirns, welche WALDEYER <sup>2)</sup> kürzlich

1) Bei ROHON (Fig. 2) ist auch ein Fortsatz  $f'$  links vorhanden.

2) WALDEYER, Das Gibbongehirn, in „Intern. Beiträge zur wiss. Medicin“. Festschrift für RUDOLF VIRCHOW, Bd. I.

gegeben hat. Auf wichtigere Litteraturangaben werden wir bei Besprechung der einzelnen Furchen zurückkommen.

Die Sylvische Furche (s. Fig. 30) zeigt einen wellenförmigen Verlauf, am hinteren oberen Ende biegt sie steiler nach oben auf. Der Ast *E* ist stets vorhanden und erreicht meistens eine beträchtliche Länge; eine Gabelung von *S* an seinem hinteren Ende konnten wir niemals beobachten, hingegen war der Ast *M* auf einer Hemisphäre deutlich ausgeprägt und zieht auf dieser am

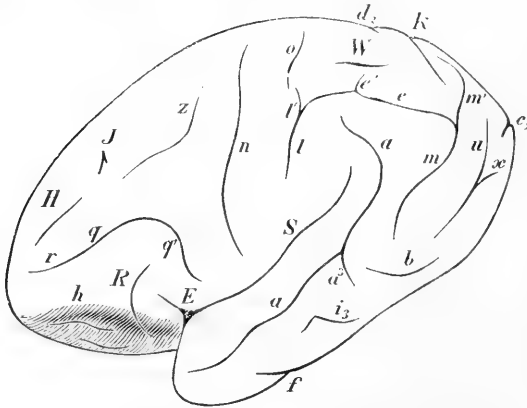


Fig. 30. *Hylobates hooleck*. Laterale Konvexität. Die gestrichelten Furchen *l'* und *e'* sind anderen Hemisphären entnommen.

unteren Ende von *l* vorüber, fast senkrecht auf die Furche *n* zu, ohne die letztere zu erreichen. Da die Gabelung von *S*, welche WALDEYER<sup>1)</sup> angiebt und welche auch bei GRATIOLET<sup>2)</sup> und DENIKER<sup>3)</sup> sich wiederfindet, stets durchaus hinter der Furche *l* ge-

legen ist, so halten wir es nicht für angängig, unsere Furche *M* mit dem vorderen Gabelast WALDEYER's zu identifizieren, und nehmen vielmehr an, daß dieser vordere Gabelast das eigentliche Endstück der Furche *S* darstellt, und daß der hintere Gabelast nur ausnahmsweise auf manchen Hemisphären auftritt. Die von KOHLBRÜGGE<sup>4)</sup> angegebene und bereits von WALDEYER bestrittene Verbindung der Furche *E* mit der später zu erwähnenden Furche *R* haben wir nirgends gefunden. Eine Andeutung eines weiteren Gabelastes der Sylvischen Furche vor *n* haben wir nicht gefunden, WALDEYER<sup>5)</sup> giebt einen solchen an.

1) l. c., p. 18.

2) l. c. Atlas, Pl. IV. *Hylobates leuciscus*, Fig. 4.

3) Arch. de zoolog., 1885, Pl. XXIX, Fig. 3 u. 4.

4) Versuch einer Anatomie des Genus *Hylobates*. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ostindien von WEBER, 1891, Bd. 2.

5) l. c., p. 19.

Die Furche *a* verläuft bei *Hyl. lar* der Sylvischen Furche ziemlich genau parallel und überragt sie wenig, bei *Hyl. hooleck* beschreibt *a* einen halben Bogen um das Ende von *S* und giebt etwa hinter der Mitte ihres Verlaufs einen Ast nach unten und hinten ab; dieser entspricht seinem Verlaufe nach zunächst ganz der Furche  $a_3$  des *Cynocephalus*gehirns. Doch ergibt sich aus der Lage zu den benachbarten Furchen, daß die Übereinstimmung keine vollständige ist; während nämlich die Furche  $a_3$  des *Cynocephalus*gehirns hinter der Furche *b* nach unten steigt und somit zwischen *b* und *m* gelegen ist, zieht die fragliche Furche des *Hylobates*gehirns vor *b* nach unten. Bei *Hyl. leucogenys* fanden wir am Ende der Furche *a* eine gabelige Teilung. Die Gabeläste entsprechen offenbar den Furchen  $a_1$  und  $a_2$  des *Cynocephalus*gehirns. Einen Übergang irgend eines Gabelastes der Furche in das System  $l + e + m$ , wie ihn WALDEYER <sup>1)</sup> beschreibt, haben wir niemals gefunden. Bezüglich der sonstigen Angaben dieses Autors bemerken wir, daß er den Ast  $a_3$  nie vermißt hat. CHUDZIŃSKI <sup>2)</sup> hat auch bei *H. leuciscus* ebenso wie wir bei *H. lar* Zweigfurchen nicht auffinden können. Die Gabeläste  $a_1$  und  $a_2$  scheint WALDEYER nur auf einer Hemisphäre von *Hylobates syndactylus* gefunden zu haben. Die Furche *i* fehlt auf zwei Hemisphären vollständig, auf der dritten, von *Hyl. leucogenys* ist sie als kurze, seichte Furche vorhanden.

Die Furche *b*, deren Besprechung wir aus Zweckmäßigkeitsgründen hier anschließen, gehört fast ganz der lateralen Konvexität an. Bei *Hylobates lar* besteht sie aus zwei Abschnitten, welche beide im ganzen sagittal verlaufen, zugleich aber einen nach oben flach-konkaven Bogen darstellen. Der Punkt, an welchem die beiden Bögen zusammenstoßen, liegt unmittelbar vor dem unteren Ende von *m*. Bei *Hyl. leucogenys* finden sich die beiden konkaven Bogen wieder, das Verhältnis wird nur dadurch komplizierter, daß die Furchen *i* und  $a_3$ , welche bei *H. lar* fehlen, hinzukommen. Wir heben ausdrücklich hervor, daß der vordere Abschnitt von *b* nicht mit *i* kommuniziert, sondern zwischen  $a_3$  und *i* aufwärtssteigt und sich der Furche *a* stark nähert. Der Punkt der Furche *b*, in welchem die beiden konkaven Abschnitte zusammenstoßen, liegt zwischen  $a_3$  und *m*. Im

1) l. c., p. 48.

2) CHUDZIŃSKI nach WALDEYER citiert, 1878 und 82.

Hinblick auf die Lagerung dieser Furchen bei *Semnopithecus leucoprymnus* nehmen wir an, daß zwar beide Abschnitte zu *b* gehören, daß indessen bei der Bildung des vorderen ein hinteres Bruchstück von *i*, *i*<sub>3</sub> mitbeteiligt ist<sup>1)</sup>. Auf diesem Wege erklärt es sich auch am besten, daß der Einschnitt *a*<sub>3</sub> sein Lageverhältnis zum vorderen aufsteigenden Ende von *b* geändert hat, d. h. scheinbar hinter dem vorderen Ende des vorderen Abschnitts von *b* (also ähnlich wie bei *Cynocephalus*) gelegen ist. Vergleichen wir hiermit die Darstellung von WALDEYER, so ist der vordere Abschnitt von *b* auf seiner Taf. II, Fig. 4 deutlich wiederzufinden, der hintere ist nirgends abgebildet. Auf die eigenartige Furchenlagerung, welche WALDEYER bei *Hyl. syndactylus* darstellt (Taf. II, Fig. 5), werden wir bei Besprechung der Basal- resp. Medialfläche zurückkommen. Die Furche *i* besteht nach WALDEYER bei *Hylobates leuciscus* (Taf. II, Fig. 4) aus einem einzigen Stück, welches — wenigstens scheinbar — mit *a* kommuniziert, bei *H. syndactylus* (Taf. II, Fig. 5) sind zwei Teilstücke angedeutet<sup>2)</sup>. Die Darstellung des Gehirns von *Hyl. leuciscus* bei GRATIOLET<sup>3)</sup> ist insofern sehr interessant, als hier der hintere Abschnitt von *b* vollständig fehlt, von dem vorderen Abschnitt aber ein sagittaler Zweigast nach vorn verläuft, welchen wir eben als das hinterste Teilstück von *i* deuteten.

Die Furche *n* zeigt im allgemeinen denselben Verlauf wie bei *Semnopithecus*. Die Umbiegung am hinteren Ende war am schärfsten ausgesprochen bei *Hylobates leucoprymnus*. Es liegt nahe anzunehmen, daß dies in Beziehung steht zu der Entwicklung des Astes *M* der Furche *S* bei dieser Species. Bei *H. lar* bleibt die Furche *n* auffällig weit von der medialen Mantelkante entfernt. Nach WALDEYER<sup>4)</sup> erreicht sie den Mantelrand bei *H. lar* wie *H. syndactylus*, bleibt hingegen von ihm entfernt bei *H. leuciscus*. Die drei Biegungen der Furche, welche

1) Auf einer Hemisphäre von *S. leucoprymnus* fanden wir eine analoge Furchenlagerung.

2) Wir übergehen hierbei zunächst ganz, daß WALDEYER diesen Furchen eine ganz andere Deutung giebt, doch müssen wir schon hier bemerken, daß wir die von WALDEYER angenommene Beziehung der Furche *b* zu seiner zweiten Occipitalfurchen nirgends wiederfinden konnten.

3) l. c., Pl. IV, Fig. 6.

4) l. c., p. 39.

WALDEYER beschreibt, haben auch wir wiedergefunden. Tiefenwindungen haben wir ebensowenig gefunden wie WALDEYER.

Das System  $l + e + m$  stellt sich, oberflächlich betrachtet, als eine Bogenfurche dar, welche von der homologen des Gehirnes von *Semnopithecus* und namentlich von *Cercopithecus* sich dadurch unterscheidet, daß der Bogen viel breiter ist, so daß er auf einigen Gehirnen in seinem Scheitel geradezu eine der Mantelkante parallele Linie darstellt. Das vordere Ende des Bogens, d. h. also das untere Ende der Furche  $l$ , liegt ungefähr in gleicher Höhe mit dem Ende des hinteren Astes der Sylvischen Furche. Wir unterscheiden an dem Bogen außer dem vorderen und hinteren Ende einen vorderen Scheitelpunkt und einen hinteren Scheitelpunkt, dieselben sind im Folgenden mit  $\alpha$  und  $\beta$  bezeichnet. Im Punkt  $\beta$  bemerkt man — immer noch bei der oberflächlichen Betrachtung stehen bleibend — einen Spitzenfortsatz, welcher sich nach vorn oben wendet, die Mantelkante jedoch nicht erreicht. Er entspricht offenbar der Furchen  $m'$ . Diejenige Furchen, welche bei allen seither betrachteten Gehirnen für die oberflächliche Betrachtung in den Scheitel des Bogens  $l + e + m$  einmündete, die von uns als  $k$  bezeichnete Furchen, erscheint bei *Hylobates* von dem System  $l + e + m$  vollständig, d. h. auch schon für die oberflächliche Betrachtung getrennt. Die Furchen  $k$  nämlich, welche durch ihr Einschneiden in die Mantelkante hinter  $d_2$  sofort kenntlich wird, verläuft auf der lateralen Konvexität schräg nach hinten unten und gelangt in den Winkel, welchen  $e$ , d. h. die Scheitellinie des Bogens  $l + e + m$  mit  $m'$  bildet. Sowohl von  $e$  wie von  $m$  bleibt  $k$  auf unseren Gehirnen stets oberflächlich getrennt. An diesem Sachverhalt ändert eine genauere Betrachtung in einem Punkte etwas. Geht man nämlich in die Tiefe der Furchen ein, so ergibt sich, daß im Punkte  $\beta$  die Scheitelfurchen  $e$  nur scheinbar in  $m$  übergeht. In Wirklichkeit stellt  $m + m'$  einerseits und ebenso  $l + e$  andererseits eine einheitliche Furchen dar, und  $e$  schneidet im Punkte  $\beta$  in die vordere Lippe der Furchen  $m$  ein. Auf der Hemisphäre von *Hyl. leucogenys* giebt die Furchen  $m + m'$  oberhalb des Punktes  $\beta$  und somit auch oberhalb der Furchen  $e$  einen kleinen Ast nach vorn ab.

Zwischen der Furchen  $n$  und der Furchen  $l + e$  liegt in ihrer typischen Lage die Furchen  $o$ . Medialwärts von der Furchen  $e$  und hinter der Furchen  $o$  liegt eine weitere sagittal verlaufende Furchen, welche wir als  $W$  bezeichnen. Diese Furchen liegt, wie wir aus-

drücklich konstatieren wollen, durchaus vor der Furche *k*. Die Furche *e* giebt bei *Hylobates* lar einen Spitzenfortsatz *e'* ab, welcher vor *k* aufsteigt.

Vergleichen wir mit dieser Darstellung die in der Litteratur vorhandenen Angaben, so ergibt sich folgendes: Bei GRATIOLET<sup>1)</sup> findet sich eine Darstellung des Gehirns von *Hylobates syndactylus*, welche für die einschlägigen Fragen von großer Bedeutung ist. Auf beiden Hemisphären finden wir die Furche *W* angedeutet, *k* geht auch für die oberflächliche Betrachtung in *m'* über. Die Furche *l* bzw. *e* giebt, da wo sie aus der aufsteigenden Richtung in die sagittale übergeht, auf der rechten Hemisphäre einen kurzen Spitzenfortsatz ab, der *o* entgegenzieht und künftig als *l'* bezeichnet werden soll. Ein zweiter Spitzenfortsatz entspringt aus dem Scheitel von *e*. Auch er steigt vor *k* auf und entspricht daher offenbar dem Fortsatz *e'* des *Semnopithecus*-Gehirns. Die Furche *o* ist auf der linken Hemisphäre wenigstens scheinbar mit diesem Fortsatz *l'* verbunden. Interessanter ist das Verhalten auf der ersten Hemisphäre: auf dieser umschließt *o* an seinem unteren, d. h. lateralen Ende mit zwei Gabelästen das obere Ende des Spitzenfortsatzes *l'*. Die Furche *W* liegt zwischen *k* und dem hinteren der beiden Gabeläste. — Auf der GRATIOLET'schen Abbildung des Gehirns von *Hyl. leuciscus*<sup>2)</sup> zeigt *e* links einen Spitzenfortsatz, welcher *e'* entspricht, rechts zwei Spitzenfortsätze; *k* und *m'* sind auf der rechten Hemisphäre auch für die oberflächliche Betrachtung getrennt, auf der linken nicht. Die Furche *o* ist nur auf der linken Hemisphäre deutlich vorhanden.

Die BISCHOFF'sche<sup>3)</sup> Darstellung stimmt mit der unsrigen gut überein. Nur ist bemerkenswert, daß *k* einen kurzen sagittalen Ast nach hinten abgiebt, welcher gerade auf das obere Ende von *m* zuläuft, ohne es jedoch zu erreichen. *l* bzw. *e* zeigt die beiden Spitzenfortsätze *l'* und *e'*. *l'* geht, wenigstens scheinbar, in *o* über, in letzteres mündet, wenigstens scheinbar, *W*.

In der Darstellung eines fötalen Gehirnes bei GRATIOLET (Pl. IV, Fig. 3) finden sich die von uns beschriebenen Verhältnisse in ganz typischer Weise. DENICKER's Abbildung eines Fötalgehirns ist interessant, insofern *e* noch oberflächlich von

1) l. c., Pl. IV, Fig. 1.

2) l. c., Fig. 4 u. 6. Die WERNICKE'schen Abbildungen (l. c., Taf. III, Fig. 3 u. 4) sind Reproduktionen der GRATIOLET'schen.

3) Beiträge zur Anat. des *Hyl. leuciscus*. Münch. Ak., 1870.



$m + m'$  getrennt ist. WALDEYER hat auf einer Hemisphäre von *Hylobates leuciscus* ein Zusammenfließen von  $o$  und  $l$  beobachtet. Auf der anderen Hemisphäre desselben Affen endet  $l'$  unmittelbar vor dem unteren Ende von  $o$ . Bei *Hylobates syndactylus* besteht der Zusammenfluß auf beiden Seiten, bei *H. lar* fließen rechts  $o$  und  $l$  zusammen, links soll nach der Angabe WALDEYER's <sup>1)</sup>  $o$  ganz fehlen. CUNNINGHAM bezeichnet auffallenderweise das Zusammenfließen von  $o$  und  $l$  als das „gewöhnliche“ Verhalten.

Den Fortsatz  $e'$  hat WALDEYER viermal beobachtet. Zweimal fand er (bei *H. leuciscus*) zwischen  $W$  und  $e$  eine isolierte, schräg verlaufende Zwischenfurche, welche er als  $\tau$  bezeichnet und mit  $e'$  zu homologisieren geneigt ist <sup>2)</sup>. Einen von  $e$  abwärts ziehenden Ast, wie ihn CHUDZIŃSKI und WALDEYER (auf der rechten Hemisphäre von *Hyl. syndactylus*) beobachtet haben, haben wir nicht gefunden. Das Operculum fand WALDEYER sehr stark entwickelt; bei *Hylobates lar* und *H. leuciscus* reichte es bis zur Furche  $k$ . Es muß mit anderen Worten hier zu einem oberflächlichen Zusammenfließen von  $k$  und  $m + m'$  gekommen sein. Mit CUNNINGHAM findet WALDEYER, daß  $e$  am hinteren Ende sich in zwei Schenkel spaltet, einen aufwärts und einen abwärts steigenden. Beide enden in der Furche  $m + m'$  <sup>3)</sup>. Der aufwärts steigende entspricht  $e''$  (s. bei *Ateles ater*, S. 30), der abwärts steigende dem eigentlichen Endstück von  $e$ .

1) WALDEYER, l. c., p. 42.

2) l. c., p. 43.

3) Um das Verständnis dieser Erörterungen und speziell den Vergleich mit den Angaben WALDEYER's zu erleichtern, geben wir hier kurz eine Übersicht über die WALDEYER'sche Nomenklatur im Verhältnis zur unserigen:

wir:	WALDEYER:	
$l$	Sulcus postcentralis lateralis	$\iota$
$o$	Sulcus postcentralis medialis	$\kappa$
$e$	Sulcus intraparietalis	$\nu$
$e'$	—	$\tau$
$k$	Fissura parieto-occipitalis medialis	$\pi_1$
$m$	Fissura parieto-occipitalis lateralis, lateraler Schenkel	$\sigma$
$m'$	F. parieto-occipitalis lateralis, medialer Schenkel	$\varphi$
$W$	Vorderer Endast der F. parieto-occipitalis medialis	$\pi$ , z. T. auch $\tau$ .

Die Furche  $W$  hängt auf allen Figuren WALDEYER's mit  $m'$  resp.  $k$  zusammen. Aus einer genaueren Untersuchung schließt WALDEYER (p. 45 unten), daß der Zusammenhang von  $k$  und  $m'$  nur oberflächlich ist, während er den Zusammenhang von  $k$  und  $W$  aufrecht zu erhalten scheint. Über das untere Ende von  $m$  bemerkt WALDEYER, daß bei *Hylobates lar* und *H. syndactylus*  $m$  unten frei aufhört (wie bei unseren Hemisphären), während bei *Hylobates leuciscus*  $m$  den unteren Mantelrand des Temporo-occipitallappens erreicht und hier mit dem hinteren Abschnitt der Furche  $b$  oberflächlich kommuniziert.

Im Occipitallappen hat zunächst die Furche  $u$  ihre typische Lage. Die Furche  $x$  ist ebenfalls sofort zu erkennen. Zwischen beiden kommt es auf allen drei Hemisphären zu einer scheinbaren Kommunikation. Es entsteht so eine Gabelfigur. Von den drei Furchen, welche die Gabel zusammensetzen, ist diejenige, welche zwischen den Gabelästen von  $c$  endigt und transversal verläuft, unzweifelhaft als  $u$  zu bezeichnen. Diejenige Furche, welche sich von der Gabelungsstelle nach hinten wendet, ist als  $x$  anzusehen, es würde sich somit nur fragen, ob die dritte Furche, welche sich zum Temporallappen wendet und gewissermaßen den Stamm der Gabel darstellt, als Fortsetzung von  $x$  oder als Fortsetzung von  $u$  anzusehen ist. Im Hinblick auf die Lagerungsverhältnisse bei *Lagothrix*, *Ateles*, *Semnopithecus* u. a., sowie im Hinblick auf die später zu erwähnende Darstellung WALDEYER's (Fig. 3, linke Hemisphäre), erscheint uns wahrscheinlicher, daß der Gabelstamm zu  $x$  gehört. Von den Gabelästen der Furche  $c$  ist nur der untere hinter  $u$  auf der lateralen Konvexität sichtbar. Vergleicht man hiermit die Darstellung WALDEYER's, so ist offenbar seine Furche  $x_1$  mit unserer Furche  $x$  identisch, während  $x_2$   $u$  entspricht. Auf der linken Hemisphäre seines Gehirnes von *Hylobates leuciscus* (Fig. 3) sind  $u$  und  $x$  voneinander getrennt,  $x$  ist erheblich länger und läuft parallel der Furche  $m$  noch weit vor- und lateralwärts. Auf der rechten Hemisphäre kommunizieren beide. Ausdrücklich bemerkt WALDEYER, daß im allgemeinen die Kommunikation von  $x$  und  $u$  die Regel ist. Auf den Abbildungen von GRATOLET kommunizieren  $x$  und  $u$  stets. Bei dem Fötalgehirne fällt auf, daß  $x$  und  $u$  fast in rechtem Winkel zusammenstoßen. Dasselbe Gehirn liefert einen weiteren Beleg für die oben ausgesprochene Annahme, daß der zum Temporallappen sich wendende Strahl der Gabelfurche zu  $x$  gehört. WALDEYER erwähnt außer den Furchen  $x$  und  $u$  eine weitere Furche, die er

als zweite Occipitalfurchen anspricht und mit  $\psi$  bezeichnet. Er fand sie sowohl bei *Hyl. leuciscus* wie bei *Hyl. lar*; bei letzterem stand sie beiderseits in Verbindung mit der Furchen  $b$ . Bei *Hylobates syndactylus* fand WALDEYER sie gar nicht entwickelt. Wir bedauern sehr, daß WALDEYER keine Abbildung des Gehirns von *Hylobates lar* gegeben hat, auffällig bleibt es jedenfalls, daß die Furchen  $\psi$  einmal, nämlich bei *Hylobates leuciscus* hinter  $m$  endigen und das andere Mal, nämlich bei *Hyl. lar*, unterhalb des unteren Endes von  $m$  nach vorn ziehen soll.

Wir möchten annehmen, daß die Furchen, welche WALDEYER bei *Hyl. lar* als  $\psi$  bezeichnet hat, mit dem hinteren Abschnitt unserer Furchen  $b$  identisch ist. Was die Verhältnisse bei *Hyl. leuciscus* anlangt, so fanden wir einen Widerspruch zwischen dem Text WALDEYER's und seiner Fig. 3. In ersterem nämlich heißt es, sie (d. h. die Furchen  $\psi$ ) ist dort (d. h. auf den Abbild. 3 und 4) auf beiden Seiten vorhanden und vollkommen selbstständig. Nach der Figur trifft dies für die rechte Hemisphäre zu, auf der linken hingegen können wir  $\psi$  nirgends finden; die dem Mantelrand parallel laufende Furchen ist nämlich offenbar als  $\chi + \chi_1$  und nicht als  $\psi$  zu bezeichnen<sup>1)</sup>. Es bleibt somit als Beleg für das Vorkommen einer von  $b$  unabhängigen Furchen  $\psi$  nur die rechte Hemisphäre des Gehirns von *Hyl. leuciscus*, welches WALDEYER auf Fig. 5 abbildet. Auch die sonstigen Abbildungen, welche in der Litteratur vorhanden sind, lassen eine Furchen  $\chi$  in der angegebenen Lage gar nicht oder nur spurweise erkennen (vgl. BISCHOFF wie GRATIOLET). Wir möchten daher annehmen, daß  $\psi$  eine zufällige, für das Gibbongehirn nicht charakteristische Furchen darstellt. Auf die „dritte Occipitalfurchen“ WALDEYER's welche er deutlich ausgebildet nur bei *Hylobates leuciscus* fand, werden wir bei Besprechung der Medial- resp. Basalfläche zurückkommen.

Im Frontalhirn hat  $q'$  dieselbe Lage wie bei *Semnopithecus*, nur bei *Hylobates hooock* ist das untere Ende stark nach hinten verlagert, so daß die ganze Furchen mehr sagittal verläuft. Von der Furchen  $q$  ist der hintere Abschnitt bei *Hylobates hooock* und *lar* überhaupt nicht vorhanden, bei *H. leucogenys* steigt er schräg nach hinten oben auf. Bei

---

1) Leider hat WALDEYER auf der linken Hemisphäre seiner Fig. 3 alle Bezeichnungen unterlassen.

*Hylobates syndactylus* und *leuciscus* scheint er bald vorhanden zu sein, bald nicht (GRATIOLET). Der vordere Abschnitt von  $q$  verläuft bei *H. leucogenys* und *H. lar* annähernd horizontal, bei *Hyl. hooock* weicht er mehr nach unten ab<sup>1)</sup>. — Die Furche  $r$  kommuniziert auf allen drei Hemisphären scheinbar mit dem vorderen Abschnitt von  $q$ . Bei *Hylobates lar* ist der Punkt, wo  $r$  und  $q$  zusammenstoßen, noch deutlich zu erkennen, da hier  $r$  nicht genau in der geradlinigen Fortsetzung von  $q$  liegt, sondern im stumpfen Winkel nach vorn unten abbiegt. Die Furchen  $z$  und  $H$  sind beide vorhanden und stets voneinander getrennt. Bei *Hylobates lar* ist auf der rechten Hemisphäre  $z$  dreistrahlig: ein vorderer Strahl verläuft sagittal, die beiden hinteren Strahlen liegen mehr transversal und stoßen in stumpfem Winkel zusammen. Auf der linken Hemisphäre besteht die Furche  $z$  lediglich aus einer der Furche  $n$  parallel laufenden und in der Verlängerung von  $q'$  gelegenen Furche. Bei *H. hooock* verhält sich  $z$  ähnlich wie auf der linken Hemisphäre von *H. lar*, bei *H. leucogenys* ähnlich wie auf der rechten Hemisphäre. Die Furche  $H$  verläuft bei allen unseren Gehirnen annähernd sagittal, auf der rechten Hemisphäre von *Hyl. lar* und bei *Hyl. leucogenys* liegt ihr hinteres Ende medialwärts vom vorderen Ende des sagittalen, vorderen Schenkels von  $z$ . Wir bezeichnen sie trotz ihrer abweichenden Verlaufsrichtung als  $H$ , da sie mit  $H$  hinsichtlich der Lage übereinstimmt. Sie deckt sich übrigens auch durchaus mit der früher erwähnten, von ROHON bei *Semnopithecus entellus* abgebildeten Furche. Zwischen  $H$  und  $z$  fanden wir bei *Hyl. hooock* die Furche  $J$ . Stets vermißten wir den Einschnitt der Furche  $C$ .

Der Einschnitt  $R$  an der Orbitalkante ist stets sehr stark entwickelt. Bei *H. lar* geht  $R$  an seinem orbitalen Ende in eine kleine, senkrecht zu  $R$  gestellte Furche über. Im übrigen enthält der Orbitallappen nur eine dreistrahlige Furche, deren einer Strahl die orbitale Mantelkante des Stirnlappens fast erreicht oder — bei *H. leucogenys* — sogar überschreitet. Wir nehmen an, daß die ganze dreistrahlige Furche dem System  $g + h$  entspricht.

Die Darstellung GRATIOLET's stimmt mit der unserigen im

---

1) Freilich könnte man bei *H. hooock* auch an folgende Deutung denken:  $q'$  könnte völlig verschwunden sein, die oben als  $q'$  gedeutete, annähernd sagittal verlaufende Furche wäre dann als  $q$ , die vom vorderen Ende von  $q$  nach vorn und unten absteigende Furche als  $r$  zu deuten.

wesentlichen überein. Bei *H. syndactylus* läßt seine Figur die Dreistrahligkeit von  $z$  ziemlich deutlich erkennen<sup>1)</sup>. Die Abbildung von *H. leuciscus* (Pl. IV, Fig. 4) ist insofern interessant, als hier  $z$  einstrahlig auftritt, aber sagittal verläuft. Die Darstellung BISCHOFF's von *H. leuciscus* stimmt hiermit überein, doch ist  $z$  mehr schräg gestellt. Vergleichen wir die Abbildungen WALDEYER's, so entspricht seine Furche  $\eta + \gamma$  offenbar unserer Furche  $z$  und seine Furche  $\alpha$  unserer Furche  $H$ . Wie aus dem Text der WALDEYER'schen Arbeit hervorgeht (p. 22), betrachtet er bei *Hylobates leuciscus*, wo  $z$  beiderseits deutlich dreistrahlig ist, den vorderen sagittalen Schenkel und den oberen der beiden hinteren Strahlen als eine Furche ( $\gamma$ ) und nimmt an, daß der untere hintere Strahl ( $\eta$ ) in dieselbe mündet. Zwischen unserer Furche  $H$  ( $\alpha$  bei WALDEYER) und der Furche  $z$  ( $\gamma$  bei WALDEYER) bildet WALDEYER noch eine intermediäre transversal gestellte Furche ab, welche er als  $\beta$  bezeichnet. Wir fanden diese Furche ( $J$ ) nur einmal bei *Hyl. hooock* angedeutet. Bei *H. lar* und *syndactylus* fand WALDEYER dieselben Verhältnisse, nur fehlt hier die als  $\beta$  bezeichnete Furche fast vollständig. Übrigens bezeichnet WALDEYER selbst  $\beta$  als Nebenfurche. Auf dem Fötalhirn, welches GRATIOLET abbildet, fehlen  $z$  und  $H$  noch vollständig. Bemerkenswert ist, daß von dem ganzen System  $r + q + q'$  lediglich eine sagittale Furche, welche an ihrem hinteren Ende nach oben aufbiegt, zur Entwicklung gelangt ist. Wir möchten dieses nach oben aufsteigende Schlußstück mit dem hinteren Abschnitt von  $q$  homologisieren<sup>2)</sup>. Die Darstellung des Systems  $q + q'$  bei WALDEYER und den meisten anderen Autoren stimmt, wenn wir von den Deutungen zunächst absehen, im Thatsächlichen mit unseren Angaben überein. Auch die Abbildung von OWEN und diejenige von SANDIFORT lassen sich mit unserer Darstellung sehr wohl in Einklang bringen, während sie sich zu der WALDEYER'schen in einem gewissen Gegensatz befinden<sup>3)</sup>.

1) Diese Figur ist übrigens SANDIFORT entlehnt. Leider war uns dessen Arbeit nicht zugänglich.

2) Auffällig bleibt hierbei nur, daß eine bei dem erwachsenen Gibbon so inkonstante Furche wie der hintere Abschnitt von  $q$  im Fötalleben so früh (vor  $z$  und  $H$  z. B.) auftritt.

3) Die Behauptung WALDEYER's, in der Abbildung des Fötalgehirns von GRATIOLET fehle noch jede Spur des Sulcus praecentralis inferior, scheint uns in Hinblick auf die eben erwähnte Abbiegung des Schlußstücks der Sagittalfurche nicht ganz zutreffend.

Die WALDEYER'sche Darstellung der Orbitalfurchen deckt sich im wesentlichen mit der unserigen. Bei *Hyl. leuciscus* ist auf der linken Hemisphäre  $g + h$  aus vier Strahlen resp. einer Sagittalfurche mit zwei Querästen zusammengesetzt. Auf die anderweitigen Varietäten, welche aus den Zeichnungen SANDIFORT's, GRATIOLET's, BISCHOFF's, CHUDZIŃSKI's sich ergeben, finden wir keine Veranlassung näher einzugehen.

Bezüglich der Selbständigkeit der Furche  $R$  stimmen wir vollständig mit WALDEYER überein. Eine Gabelung am vorderen Ende bilden CHUDZIŃSKI, RÜDINGER, SANDIFORT und — in sehr komplizierter Gestalt — auch HERVÉ<sup>1)</sup> ab. Wir fanden eine solche nie. Die Angabe KOHLBRÜGGE's, daß er häufig eine Verbindung der Furche  $R$  mit der Fissura Sylvii gefunden habe, führen wir auf eine Verwechslung mit Gefäßfurchen zurück.

Auf der Medialfläche schneidet die Furche  $d$  mit ihrem hinteren Ende  $d_2$  stets auf die laterale Konvexität ein, auf unseren Gehirnen allerdings höchstens 1 cm weit. Bei *Hyl. hooock* ist der Einschnitt auf der lateralen Konvexität überhaupt kaum bemerkbar. Das vordere Ende von  $d$  ist bei *Hyl. leucogenys* leicht aufwärts gebogen, erreicht jedoch die Mantelkante nicht. Die Furchen vor dem Balkenknie und unterhalb des Balkenschnabels waren uns auf unseren Gehirnen nicht zugänglich. Die Furche  $k + w$  ähnelt durchaus der Furche gleichen Namens bei *Semnopithecus*. Hinter  $k + w$  folgt der Einschnitt von  $m'$ , auf diesen der Einschnitt von  $u$  — wofern  $u$  die Mantelkante überhaupt erreicht —, auf diesen der Einschnitt des unteren, d. h. hinteren Gabelastes von  $c$ . Die Furche  $K$  konnten wir nur bei *Hylobates leucogenys* sicher feststellen, ihr Hauptast liegt zwischen dem Splenium und  $d$ .

Bei der Furche  $c$  ist das öftere Fehlen des vorderen resp. oberen Gabelastes bemerkenswert<sup>2)</sup>. WALDEYER bildet zwischen  $w$  und  $c$  noch eine Querrfurche ab, welche er als Sulcus cunei bezeichnet. Auch wir fanden dieselbe bei *Hylobates leucogenys* angedeutet. Möglicherweise ist sie zum Teil der Furche  $B$  des Gehirns von *Mycetes* u. a. homolog. Wir bezeichnen sie

1) G. HERVÉ, La circonvolution de BROCA. Étude de morphologie cérébrale, Paris 1888.

2) WALDEYER hat Gabelung bei vier Hemisphären von *Hyl. lar* und *leuciscus* gefunden.

als  $B'$ . Bei *Hylobates syndactylus* hat WALDEYER<sup>1)</sup> eine Vereinigung von  $c$  mit  $w$  beobachtet.

Über die Furchen der Basalfläche des Temporal- und Occipitallappens stehen uns eigene Untersuchungen nicht zur Verfügung. Aus den Abbildungen WALDEYER's ergibt sich, daß die Furche  $f$  vorn in typischer Weise lateralwärts von der Furche  $y$  entspringt. Hinten nähert sie sich stark der Furche  $c$ , es weicht somit dies Verhalten von demjenigen des *Semnopithecus*gehirns erheblich ab und nähert sich dem des *Cynocephalus*gehirns. Die Furche  $D$  zwischen  $c$  und  $f$  ist auf der WALDEYER'schen Abbildung Fig. 5 angedeutet.

Die Furche  $b$  konnten wir leider auf der Basalfläche nicht selbst verfolgen. Aus der Abbildung WALDEYER's, Fig. 5, würde sich ergeben, daß sie aus der Furche  $f$  entspringt, annähernd sagittal nach hinten verläuft und an der unteren Mantelkante sich in zwei in gestrecktem Winkel divergierende Gabeläste teilt. Wir können dieses Lagerungsverhältnis nicht als das typische ansehen. Der Zusammenhang der in Rede stehenden Furche, welche wir als  $b$  bezeichnen, mit der Furche  $f$  ist nicht konstant, es ergibt sich das unter anderem auch aus der eigenen Angabe WALDEYER's (pg. 54), wonach bei *H. lar* der Ast  $5^b$ , d. h. der Verbindungsast zur Furche  $f$  auf der einen Seite nur ganz schwach, auf der anderen gar nicht entwickelt ist. Auch die Abbildungen GRATIOLET's und die Darstellungen BISCHOFF's lassen sich in diesem Sinne verwerten. Immerhin wird man dem gelegentlichen Vorkommen eines solchen Verbindungsastes eine gewisse Wichtigkeit beimessen müssen. — Die Furche  $\psi$  von WALDEYER fanden wir in keinem Falle; sie läuft nach WALDEYER dem hinteren Mantelrand parallel. Die Kommunikationen von  $c$  mit  $w$ , sowie von  $c$  mit dem Sulcus corporis callosi, welche gelegentlich beobachtet werden, sind nur scheinbare.

Die wesentlichen Eigentümlichkeiten des *Hylobates*gehirns sind:

1) Die Furche  $a$  umkreist mitunter im Bogen das hintere obere Ende der Sylvischen Furche; zwei Seitenäste werden öfter beobachtet.

2) Das System  $l + e + m$  zeigt einen breiten Scheitelteil;  $e + l$  entsendet zur Mantelkante öfter ein oder zwei Spitzenfortsätze, welche vor  $k$  gelegen sind.

3) Zwischen  $o$  und  $k$  liegt eine sagittale Zwischenfurche  $W$ .

---

1) l. c., p. 51.

4)  $k$  schneidet in der Richtung von vorn nach hinten in die Mantelkante ein und bleibt sowohl von  $e$  wie von  $m + m_1$  oberflächlich getrennt.

5)  $u$  und  $x$  sind beide stark entwickelt.

6) Der vordere Gabelast der Furche  $c$  fehlt öfter.

7)  $z$  ist oft dreistrahlig.

8) Der hintere Abschnitt von  $q$  fehlt häufig.

9)  $r$  verschmilzt meist scheinbar mit dem vorderen Abschnitt von  $q$ .

10)  $H$  ist stets sehr mächtig entwickelt und verläuft sagittal.

11) Der laterale Schenkel des orbitalen Furchensystems ist nur in seinem vorderen Abschnitt erhalten und schneidet in die laterale Konvexität ein; der Einschnitt  $R$  ist stets außerordentlich stark entwickelt.

12) Stets findet sich in der oberen Lippe der Sylvischen Furche die Furche  $E$ .

13)  $d_2$  schneidet tief in die Mantelkante ein,  $d_3$  ist kaum angedeutet.

14)  $C$  ist stets vorhanden, schneidet jedoch nicht in die Mantelkante ein.

15)  $c$  kommuniziert zuweilen scheinbar mit  $w$  und mit dem Sulcus corp. callosi.

16)  $G$  fehlt.

17)  $f$  nähert sich in seinem Verlauf zum Occipitalpol schon sehr früh der Furche  $c$ .

18)  $D$  ist nur angedeutet.

19)  $b$  entspringt zuweilen scheinbar aus der Furche  $f$ , in ihrem Hauptverlauf ist sie der unteren Mantelkante parallel gerichtet und gehört der lateralen Konvexität an. Sie besteht aus einer oder zwei nach oben konkaven, flachen Bogenfurchen. Der vorderste Abschnitt der vorderen Bogenfurche gehört wahrscheinlich zum Teil zur Furche  $i_3$ .

### e) Anthropomorphae.

#### 1. Satyrus Orang.

Die Hirnfurchen der Anthropomorphen sind von zahlreichen ausgezeichneten Forschern bereits gründlich untersucht worden. Es liegt uns daher, zumal uns nur ein sehr beschränktes Material zur Verfügung stand, völlig fern, eine erschöpfende Darstellung der Hirnfurchung bei dieser Familie geben zu wollen. Wir be-



zwecken vielmehr nur zum Schluß unserer Darstellung, die Furchen, welche wir bei den niederen Affen beschrieben und von Familie zu Familie verfolgt haben, bei den Anthropomorphen gleichfalls aufzusuchen. Dabei wird freilich auf zahlreiche Einzelfragen und strittige Punkte in der Anatomie der Hirnfurchung der Anthropomorphen eingegangen werden müssen. Wir beginnen die Besprechung mit dem Gehirn des Orang-Utan, weil dessen Hirnfurchung sich in manchen Punkten bequem an diejenige des Gibbons anschließen läßt.

Es standen uns 6 Hemisphären von *Satyrus Orang* zur Verfügung. Die Litteratur ist ziemlich umfangreich. Außer den bereits im Früheren mehrfach citierten Arbeiten von GRATIOLET, RÜDINGER, CUNNINGHAM u. a. führen wir namentlich folgende Spezialarbeiten an: TIEDEMANN<sup>1)</sup>, CHAPMAN<sup>2)</sup>, ROLLESTON<sup>3)</sup>, BISCHOFF<sup>4)</sup> und MARCHAND<sup>5)</sup>.

Der hintere Ast der Sylvischen Furche (*S*, s. Fig. 31) steigt im vorderen Abschnitt sanfter, im hinteren steiler auf. An seinem hinteren Ende ist auf allen unseren Hemisphären eine Gabelung angedeutet. Auch bei GRATIOLET, CHAPMAN u. a. finden wir die letztere öfters. Unter den sog. Ästen der Sylvischen Furche fanden wir auf allen Hemisphären *E* wieder. Diese Furche endet vor *q'*. Auch die in der Litteratur vorliegenden Abbildungen weisen ausnahmslos *E* in dieser Lage auf. Nur auf Fig. 6 des GRATIOLET'schen Werkes scheint *E* völlig zu fehlen. Die Furche *N*, welche bei den niederen Affen, wie früher erwähnt, oft scheinbar mit der Furche *S* kommuniziert und sich daher als Ast der Sylvischen Furche scheinbar darstellt, fanden wir nur auf einer Hemisphäre. Sie liegt zwischen *n* und *q'* in ihrer typischen Lage und erreicht den oberen Rand der Sylvischen Furche nicht ganz. HERVÉ fand sie zweimal (unter 5 Gehirnen), RÜDINGER bildet sie nur einmal ab. Auf CHAPMAN's Abbildung ist sie sehr deutlich. MARCHAND (l. c., p. 29) bezeichnet sie als ganz konstant. BROCA bezeichnet

1) Hirn des Orang-outang mit dem des Menschen verglichen. Ztschr. f. Physiol., 1826.

2) On the structure of the Orang Utang. Proc. Ac. Nat. Sc., Philadelphia 1880.

3) On the affinities of the brain of the Orang Utang. Nat. Hist. Review, 1861, p. 201.

4) Über das Gehirn eines Orang-Outan. Sitz.-Ber. Ak. Münch. 1876.

5) Die Morphologie des Stirnlappens und der Insel der Anthropomorphen. Jena, G. Fischer, 1893.

sie fälschlich als wahren Ast der Sylvischen Furche. Auch GRATIOLET scheint dieser Ansicht gewesen zu sein. Wir stimmen mit MARCHAND u. a. darin überein, daß wir der Furche *N* eine solche Beziehung zu *S* absprechen. Wie MARCHAND haben wir niemals gefunden, daß *N* durch das Operculum hindurch bis auf den Grund der Insel durchschnitten. Ein solches Durchschneiden wäre

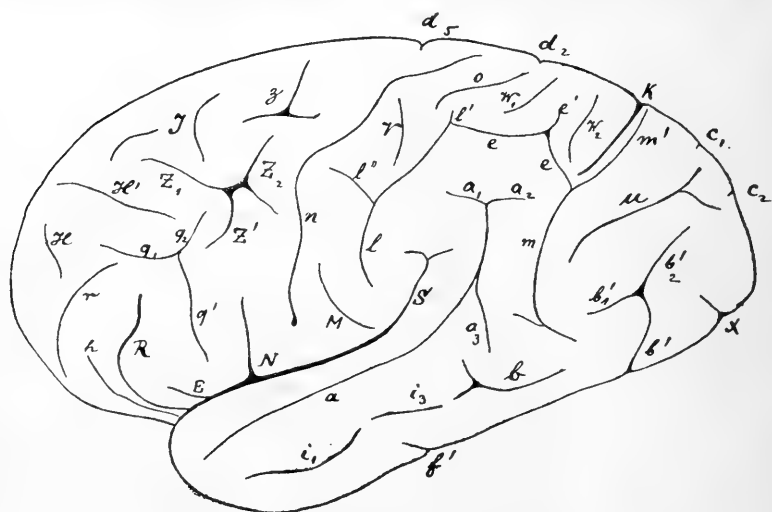


Fig. 31. Laterale Konvexität des Orangehirns.

aber für einen Ast der Sylvischen Furche unerläßlich. Die Angabe HERVE's, wonach *N* mit dem Boden der Sylvischen Furche in Verbindung stehen soll, erscheint uns daher höchst zweifelhaft<sup>1)</sup>. In ganz ähnlicher Beziehung wie *N* steht auch die Furche *M* zu der Sylvischen Furche. Wir fanden sie auf 4 Hemisphären. Sie erreicht die obere Lippe der Sylvischen Furche nicht ganz. Auf der einen Hemisphäre beginnt sie unterhalb des unteren Endes von *l* und steigt im Bogen in den Raum zwischen *l* und *n* auf, auf der anderen verläuft sie ziemlich genau transversal und liegt in ihrem ganzen Verlauf zwischen *l* und *n*. Der erstere Verlaufstypus findet sich auch auf den Figg. 23 u. 24 von MARCHAND. Auf Fig. 21 desselben Autors ist die Furche dreistrahlig. Bei GRATIOLET finden wir gleichfalls auf einer Hemisphäre (Fig. 6) dreistrahlige Form. Auf derselben Hemisphäre findet sich

1) La circonvolution de Broca, étude de morphologie cérébrale. Paris 1888.

außer dieser dreistrahligem, mit  $S$  nicht zusammenhängenden Furche eine Kerbe in der oberen Lippe von  $S$  (desgleichen bei MARCHAND, Fig. 21). Ein solches Verhalten haben wir auch bei niederen Affen gelegentlich beobachtet. Auch bei CHAPMAN findet sich außer einer kurzen, hinter  $n$  und vor  $l$  gelegenen und  $n$  parallel laufenden Furche noch eine derartige Kerbe.

Die Furche  $a$  krümmt sich in der oft beschriebenen Weise um das obere Ende von  $S$  herum. Auf 3 Hemisphären konstatierten wir eine gablige Teilung am oberen Ende der Furche  $a$ . Auf allen 4 Hemisphären war der zwischen  $b$  und  $m$  abwärtsziehende Fortsatz  $a_3$  zu finden <sup>1)</sup>. Die Kommunikationen von  $a$  mit  $m$  und  $b$ , welche CHAPMAN zeichnet, sind wahrscheinlich nur scheinbar. Die Furche  $i$  besteht stets aus zwei Stücken, deren Form und Verlaufsrichtung auf den einzelnen Hemisphären allerdings sehr verschieden ist. Die Furche  $f$  erscheint in der Regel auf der lateralen Konvexität nicht.

Die Furche  $b$  finden wir in ihrer typischen Lage wieder, insofern ihr vorderes Ende auf der lateralen Konvexität zwischen  $a$  und  $m$  gelegen ist. Der Ast  $a_3$  liegt entweder hinter  $b$  oder (auf einer Hemisphäre) senkrecht über dem vorderen Ende von  $b$ . Sehr häufig ist  $b$  an seinem vorderen Ende gegabelt <sup>2)</sup>. Meist ist  $b$  sehr kurz. Auf der Basalfläche ist es nur ca. 1 cm weit zu verfolgen. Ein Aufsteigen bis in die Nähe der Gabel von  $c$  kommt unseres Wissens niemals vor. In ausgezeichneter Weise stellt auch GRATIOLET's Fig. 2 diese typische Lagerung dar. Auf seiner Fig. 6 kommt es zu einer — wenigstens scheinbaren — Verbindung von  $b$  mit  $a_3$ . Auch wir haben eine solche auf einer Hemisphäre beobachtet; in der Tiefe fand sich eine niedrige, aber deutliche Übergangswindung. Auf 2 Hemisphären war  $b$  mit  $i_3$  für die oberflächliche Betrachtung verschmolzen; auch hier ergab ein Eindringen in die Tiefe der Furche die Existenz einer Übergangswindung. Eine sehr wichtige Variation beobachteten wir auf einer unserer Hemisphären: hier nimmt auf der Basalfläche eine medial von  $b$  gelegene Furche die Verlaufsrichtung von  $b$  wieder

---

1) Auf einer Hemisphäre zieht  $a_3$  allerdings nicht in typischer Weise abwärts (parallel  $m$ ), sondern nach hinten (auf  $m$  zu). Wir wollen einen solchen Fortsatz als  $a_4$  bezeichnen. Auf einer Hemisphäre GRATIOLET's findet sich sowohl  $a_3$  wie  $a_4$ .

2) Häufig sind auch wirkliche oder scheinbare Verbindungen mit  $i_3$ .

auf. Diese Furche, welche wir als  $b'$  bezeichnen wollen<sup>1)</sup>, schlägt sich nach kurzem Verlauf wieder auf die laterale Konvexität und endet hier gablig im Occipitallappen mit 2 Ästen  $b'_1$  und  $b'_2$  (s. Fig. 31). Offenbar entspricht das ganze System  $b + b' + b'_1 + b'_2$  der das untere Ende von  $m$  umkreisenden Furche  $b$  des Cynocephalusgehirns. Auf zwei anderen Hemisphären findet sich  $b'$  mit seinen beiden Gabelästen gleichfalls, entspringt aber aus  $f$ .

Die Furche  $n$  zeigt ein deutliches Knie. Oberhalb und unterhalb desselben verläuft sie eine kurze Strecke weit in einem leicht nach hinten konvexen Bogen. Das obere und untere Ende der Furche biegt deutlich nach hinten ab. Durch diese verschiedenen Biegungen kommt ein sehr charakteristischer Verlauf im ganzen zustande. Die Sylvische Furche erreicht  $n$  niemals; in die Mantelkante schneidet  $n$  nur auf einer Hemisphäre eben ein. Auch auf der Abbildung GRATIOLET's finden wir die erwähnten Krümmungen bereits deutlich dargestellt. Auf der einen Hemisphäre (Fig. 4) schneidet  $n$  in die Mantelkante eben ein. Genauere topographische Angaben verdanken wir CUNNINGHAM<sup>2)</sup>. Die Furche  $O$  fehlt oft ganz. Auf zwei Hemisphären ist sie vorhanden, aber stark nach oben verschoben, so daß sie zwischen  $l$  und  $a$  liegt<sup>3)</sup>.

Das System  $l + e + m$  ist zunächst stets von  $k$  getrennt. Auf 3 Hemisphären hängen  $l$ ,  $e$  und  $m$  für die oberflächliche Betrachtung durchaus zusammen und bilden ein nach vorn und unten offenes Viereck. Auf der vierten ist  $l$  von  $e$  getrennt, und  $e$  hängt mit der alsbald zu besprechenden Furche  $o$  scheinbar zusammen. Geht man in die Tiefe der Furchen ein, so ergibt sich, daß eine versenkte Windung stets  $e$  von  $m$  trennt. Das Schlußstück von  $e$  steigt in einem kurzen, größtenteils bereits in der Furche  $m$  versenkten Bogen abwärts. Aus dem Scheitel von  $e$  entspringt stets ein Spitzenfortsatz  $e'$ , welcher vor  $k$  aufsteigt und die Mantelkante hinter dem Einschnitt von  $d_2$ <sup>4)</sup> erreichen würde. Er stimmt ganz mit dem gleichnamigen Fortsatz des Hylobates- und Semnopithecusgehirns überein. Aus dem Abschnitt  $l$  entspringt ferner auf allen 6 Hemisphären ein weiterer Fortsatz, welcher

1) Dieselbe hat selbstverständlich mit der S. 30 erwähnten Furche  $b'$  nichts zu thun.

2) l. c., p. 183.

3) Man muß in Anbetracht dieser Verschiebung auch an die Möglichkeit denken, daß die in Rede stehende Furche nicht  $O$  entspricht, sondern ein abgesprengtes Stück von  $a_1$  darstellt.

4) Da  $d_2$  oft gar nicht einschneidet, ist Verlängerung bis zur Mantelkante vorausgesetzt (ebenso unten bei  $c_1$ ).

bald genau sagittal nach vorn, bald schräg nach vorn und oben zieht und in dem Rindengebiet endet, welches das Knie der Furche  $n$  einschließt. Wir tragen Bedenken, denselben mit dem Fortsatz  $l'$  des Hylobatesgehirns, wie wir ihn auf der Figur GRATIOLET's fanden, zu homologisieren, da dieser nach oben und zugleich etwas nach hinten aufsteigt und innerhalb der Gabel von  $o$  endet, während der in Rede stehende Fortsatz von  $l$  bei dem Orang weit vor  $o$  gelegen ist. Auch entspringt letzterer erheblich weiter unten aus  $l$  als ersterer. Wir bezeichnen daher den horizontal nach vorn ziehenden Fortsatz von  $l$  bei dem Orang mit einem neuen Namen  $l''$  <sup>1)</sup>. Auch die in der Litteratur vorliegenden Abbildungen lassen ihn fast ausnahmslos erkennen <sup>2)</sup>. Das untere Ende von  $l$  selbst biegt meist etwas nach hinten ab, wenn auch keineswegs immer so ausgesprochen wie z. B. auf der CHAPMAN'schen Abbildung. Sehr deutlich ist stets auch der Fortsatz  $m'$ , d. h. die Fortsetzung von  $m$  über die Einmündungsstelle von  $e$  hinaus, vorhanden. Den Mantelrand erreicht  $m'$  nicht <sup>3)</sup>. Auf 4 unserer Hemisphären endet  $m'$  oben gablig. Der vordere Gabelast liegt zwischen  $k$  und  $c_1$ , der hintere läuft lateral an  $c_1$  vorbei, der Mantelkante fast parallel, nach hinten. Offenbar ist sonach der hintere Gabelast ein neuer Erwerb, während der vordere dem einfachen Fortsatz  $m'$  des Hylobatesgehirns entspricht. In seinem weiteren Verlauf giebt  $m$  noch eine Reihe von tieferen Ästen ab, so auf 2 Hemisphären zwei kurze nach vorn auf die Parallelfurche zuziehende und mit deren hinteren Ästen alternierende Zweige, desgleichen auf 2 Hemisphären einen unmittelbar unterhalb der Einmündung von  $e$  entspringenden, nach hinten ziehenden Ast. In Anbetracht ihrer Inkonstanz verdienen sie keine besonderen Bezeichnungen. Auf einer Hemisphäre findet sich zwischen  $m$  und  $a$  eine parallele Zwischenfurche. Das untere Ende von  $m$  biegt nach hinten ab. Dadurch gewinnt es oft den Anschein <sup>4)</sup>, als ob die Furche  $m$  sich an ihrem unteren Ende gablig teilte, nämlich in den oben erwähnten untersten der vorderen Seitenäste und den eigentlichen Endast. — Die Furche  $k$  bleibt stets von

1) Es kommt hinzu, daß wir auf einigen Hemisphären außer  $e'$  und  $l''$  auch den auf  $o$  zuziehenden Fortsatz  $l'$  in typischer Lage fanden.

2) Vgl. z. B. MARCHAND, Fig. 23 u. 24.

3) Auf einer Hemisphäre war  $m'$  durch eine tiefe Übergangswindung von dem Hauptteil  $m$  abgeschnürt.

4) Vgl. namentlich die Abbildungen GRATIOLET's.

$m$  und  $e$  oberflächlich getrennt; nur BROCA<sup>1)</sup> giebt an, daß er bei einem jungen Orang einmal die erste Übergangswindung nicht oberflächlich gefunden habe.

Die Furche  $o$  findet sich überall. Sie verläuft  $n$  annähernd parallel; gewöhnlich ist sie in ihrem unteren Abschnitt etwas weiter von  $n$  entfernt als im oberen. Auf 4 Hemisphären kommuniziert  $o$  mit keiner anderen Furche, auf einer scheinbar mit  $e$ , auf einer anderen scheinbar mit  $l'$  (s. Anm. 1 auf voriger Seite). Die Abbildung, welche CUNNINGHAM giebt<sup>2)</sup>, stellt schwerlich die normalen Verhältnisse dar. Hier besteht  $o$  aus zwei Teilen, einer oberen H-förmigen Furche und einer unteren, zwischen  $l$  und  $n$  gelegenen. Die letztere entspricht unserer Furche  $V$  (s. u.); wir finden sie auch auf der Fig. 1 von GRATIOLET wieder. Ein Vergleich mit den sonst in der Litteratur vorliegenden Figuren lehrt jedenfalls, daß  $o$  im wesentlichen frontal verläuft wie auf unserer Abbildung, daß aber im einzelnen die Gestalt der Furche sehr variabel ist. Eine Kommunikation von  $o$  mit  $e + l$  hat übrigens auch BISCHOFF bereits abgebildet. Zwischen  $o$  und  $k$  finden sich noch zwei parallele Zwischenfurchen, die eine vor, die andere hinter dem Spitzenfortsatz  $e'$  (und meist beide hinter dem Einschnitt von  $d_2$ ). Da sie offenbar der  $W$ -Furche des Gibbongehirns entsprechen, bezeichnen wir sie als  $W_1$  und  $W_2$ . Sie sind durchaus nicht stets vorhanden. Sehr deutlich findet man sie auch auf Fig. 5 GRATIOLET's wieder.

Endlich erwähnen wir noch, daß zwischen  $a$  und  $e$  auf 2 unserer Hemisphären eine Zwischenfurche sich findet, welche wir mit  $p$  bezeichnen. Auch auf den Abbildungen CHAPMAN's, TURNER's u. a. ist dieselbe vorhanden. Zwischen  $n$  und  $l$  findet sich oberhalb  $l''$  noch eine frontal verlaufende Furche  $V$ .

Im Occipitallappen fanden wir die Furche  $u$  auf vier unserer Hemisphären in ihrer typischen Lage<sup>3)</sup>. Auf keiner hängt sie mit  $x$  zusammen. Ein Ast von  $u$  schneidet öfters unterhalb  $c_2$  in die Mantelkante ein.  $x$  selbst fehlt auf keiner Hemisphäre und erscheint namentlich am hinteren Ende etwas nach oben verschoben. Auf allen Hemisphären reicht es kaum bis zur Medialfläche und erscheint zwischen  $f$  und  $c_2$ . Des Hineinragens des Astes  $b'_2$  in den Occipitallappen haben wir bereits oben gedacht.

1) Sur trois cerveaux d'Orang. Bull. de la Soc. d'anthr., 1879, p. 607.

2) l. c., p. 206. Auch das Fehlen von  $l''$  ist auffällig.

3) Auch ein Zwischenast zwischen  $u$  und  $m$  kommt ab und zu vor. Vgl. z. B. auch die Fig. CHAPMAN's. Derselbe ähnelt auf einer unserer Hemisphären ganz der Furche  $B$  des Brachyurusgehirns.

Besondere Schwierigkeiten bietet die Feststellung der Homologien im Stirnlappen. Wir beginnen mit dem System  $q + q'$ . Der Schenkel  $q'$  zeigt in seinem Verlauf meist eine winklige Knickung.  $q_1$  verläuft ziemlich genau sagittal,  $q_2$  steigt nach hinten oben auf. Auf 2 Hemisphären geht von dem hinteren Schenkel  $q_2$  nochmals ein Ast ab, welcher nach hinten und zugleich etwas nach unten auf die Furche  $n$  bzw. deren unteres Ende zuzieht, ohne sie zu erreichen. Wir bezeichnen diesen Ast als  $q_3$ . In dem Winkel, den  $q'$  und  $q_1$  einschließen, also unterhalb  $q_1$ , erkennt man sofort die Furche  $r$  wieder. Sie reicht weit bis in die Orbitalfläche hinein. Am hinteren Ende ist sie meist gegabelt. Auf 3 Hemisphären findet sich oberhalb der dreistrahligten Furche  $q' + q_1 + q_2$  nochmals eine ähnliche Furche, deren Strahlen der ersteren annähernd parallel laufen. Wir bezeichnen sie als  $Z' + Z_1 + Z_2$ .  $Z_1$  sendet oft einen frontal verlaufenden Ast zur Mantelkante in den Zwischenraum zwischen  $z$  und  $J$ . Auch über die Furche  $R$  kann kein Zweifel sein: sie gehört jetzt fast ganz der lateralen Konvexität an, hat aber ihre typische Lage beibehalten. Vor  $R$  bemerkt man einen weiteren Einschnitt in die laterale Konvexität, welcher der Furche  $h$  zugehört. Diese ist, wie bei den meisten der zuletzt besprochenen Gattungen, nur in ihrem vorderen Abschnitt entwickelt und geht mittelst der quergestellten Furche  $t$  unmittelbar aus der Orbitalfurchen  $g$  hervor.  $g + t + h$  stellen im ganzen die bekannte Y-Figur dar, doch ist der vordere Teil von  $g$  oft verkümmert.

Viel mannigfaltiger gestaltet sich die Furchung im oberen Teil des Stirnlappens. Keine Hemisphäre gleicht hier der anderen auch nur in allen Hauptzügen. Zunächst finden wir vor der ROLANDO'schen Furche meist eine, zuweilen zwei der Furche  $n$  parallel laufende Furchen und eine dem Mantelrand parallel, also annähernd sagittal verlaufende, mit den ersteren zusammenhängende Furche. Alle drei Furchen sind offenbar der Furche  $z$  der niederen Affen homolog. Schon bei diesen lief  $z$  bald mehr sagittal, bald mehr frontal. Eine in das Einzelne gehende Homologisierung der  $z$ -Furchen des Oranghirns mit den früher erwähnten Furchen  $z_1$  und  $z_2$  erscheint uns nicht angängig. Dem steht bereits die ungemein große Variabilität des Verlaufes im Wege. Bald sind die beiden frontal gestellten Furchen völlig voneinander getrennt, bald die eine, bald die andere mehr entwickelt. Die sagittale Furche entspringt stets aus der vorderen. Im vorderen Abschnitt des oberen Stirnlappens begegnet uns stets die Furche  $H'$  wieder. Sie hat

denselben sagittalen Verlauf wie  $H$  auf dem Hylobatesgehirn<sup>1)</sup> und liegt, wie wir dies früher bereits als charakteristisch bezeichnet haben, oberhalb  $q_1$ , während  $z$  im wesentlichen oberhalb  $q_2$  liegt. Zwischen  $H'$  und  $z$  fanden wir auf 3 Hemisphären eine Zwischenfurche  $J$ , welche mehr frontal verläuft: auf einer Hemisphäre ist sie völlig frei, auf der zweiten mit  $z$ , auf der dritten mit  $q_2$  verbunden.  $H$  (vor  $H'$ ) ist nicht stets sicher wiederzufinden.

Vergleicht man mit diesen unseren Beobachtungen die Angaben und Zeichnungen, welche die Litteratur enthält, so müssen wir von den Arbeiten mehrerer älterer Schriftsteller (TIEDEMANN, ROLLESTON u. a.) ganz absehen, da in diesen offenbar zwischen Gefäßfurchen und Rindenfurchen s. str. nicht genau unterschieden wird. CHAPMAN's Figur giebt gerade den uns interessierenden Teil nur in sehr unvollständiger Weise wieder. Anscheinend ist die senkrechte  $z$ -Furche auf seinem Gehirn mit  $q$  zu einer einzigen langen Furche verbunden („the precentral fissure, which is as long as the fissure of ROLANDO“). Auf Tiefenwindungen hat er offenbar nicht geachtet. Die Abbildungen GRATIOLET's (Fig. 1, 2, 5 u. 6) lassen  $J$  und  $r$  sofort erkennen. Desgleichen ist das System der  $z$ -Furchen in etwas veränderter Form wiederzufinden. Hingegen zeigt  $q$  merkwürdige Abweichungen von unserem Gehirn:  $q_1$  liegt fast genau in der Verlängerung von  $q'$ , verläuft also fast frontal,  $q_2$  zweigt sich als kurzer Ast in horizontaler Richtung nach hinten ab, und  $q_3$  ist nur auf einer Hemisphäre (Fig. 2) vorhanden, hat hier aber seine typische Lage. Die auf Fig. 2 tief in das Operculum zwischen  $q'$  und  $q_3$  einschneidende Furche halten wir mit MARCHAND<sup>2)</sup> für  $N$ . Die BISCHOFF'schen Figuren sind leider, wie auch MARCHAND hervorgehoben, gerade bezüglich des Stirnhirns nicht klar genug und überdies unter sich z. T. widersprechend. Wir verzichten daher auf ein genaueres Eingehen. Ausführlicher müssen wir hingegen uns mit den neueren Mitteilungen MARCHAND's auseinandersetzen, welchem 6 Orangehirne zur Verfügung standen. Mit unserer Darstellung steht zunächst namentlich die Angabe MARCHAND's in Widerspruch, wonach „das untere Ende der Präcentralfurche fast ausnahmslos vor dem vorderen Ende des Sulcus opercularis (d. h.

1) Wir bezeichnen die Furche trotz dieser Homologie nicht als  $H$ , sondern als  $H'$ , um die Nomenclatur des Cynocephalusgehirns beizubehalten. Es läßt sich schlechterdings nicht sicher entscheiden, ob die Furche  $H$  des Hylobatesgehirns der Furche  $H$  oder der Furche  $H'$  des Cynocephalusgehirns entspricht.

2) l. c., S. 26.



der Furche *E*) enden“ soll. Bei 5 von unseren Hemisphären endet *q'*, d. i. die untere Präcentralfurche nach MARCHAND's Nomenklatur, hinter *E*. Auf der vierten liegt das untere Ende von *q'* genau über dem vorderen Ende von *E*. Durchmustert man die Abbildungen MARCHAND's, so ergibt sich, daß allerdings auf den beiden Hemisphären, welche Fig. 1 darstellt (S. 20), sowie auf der Hemisphäre Fig. 21 *q'* vor *E* herabzieht. Auf Fig. 2 ist die Lagerung schon zweifelhafter: außer dem vor *E* herabziehenden Ast findet sich ein allerdings kürzerer, welcher hinter *E* oder wenigstens gerade über *E* gelegen ist<sup>1)</sup>. Auf Fig. 3 zeigen beide Hemisphären zwei gleich lange, annähernd parallele Furchen, deren eine vor, deren andere hinter *E* abwärts zieht. Fig. 22—24 (Taf. II) sind nicht ganz eindeutig, doch scheint allerdings *q'* eher vor *E* gelegen. GRATIOLET's Figuren sprechen zu Gunsten der Angabe MARCHAND's. Bei CHAPMAN findet sich sowohl ein vor wie ein hinter *E* absteigender Furchenzweig. Auch wir haben auf einer Hemisphäre außer dem hinter *E* absteigenden Hauptast von *q'* einen vor *E* absteigenden Nebenast *q''* beobachtet. Wir glauben, daß bei dieser Sachlage nichts übrig bleibt als anzuerkennen, daß die Furche *q'* bei dem Orang die konstante Lage hinter *E*, welche sie bei der Gattung *Hylobates* hatte, eingebüßt hat und zu *E* die wechselndsten Lagebeziehungen zeigt. Speziell scheint bei stärkerer Entwicklung von *N* die Furche *q'* weiter nach vorn, über das vordere Ende von *E* hinaus, gedrängt zu werden.

Die Furche *r*<sup>2)</sup> finden wir bei MARCHAND ebenso wie auf unseren Gehirnen wieder. Der nach oben aufsteigende Ast, welchen MARCHAND auf Fig. 1 b, 2, 20, 23 u. 24 abbildet, ist auf zwei unserer Hemisphären gleichfalls vorhanden. Die Furche *R*<sup>3)</sup> ist auch bei MARCHAND stets vorhanden. Ihr vorderes oberes Ende liegt zwischen *q'* und *r* wie auf unseren Hemisphären. Ein Unterschied besteht nur insofern, als auf unseren Hemisphären *R* meist im vorderen Abschnitt steiler ansteigt und in der Regel kürzer ist als auf den Abbildungen MARCHAND's. Speziell auf den Figg. 20, 21, 1, 2 u. 3 erscheint *R* unverhältnismäßig lang. Viel Gewicht wird hierauf nicht zu legen sein, da MARCHAND selbst gerade für diese Figuren angibt, daß sie keine absolute Genauig-

1) Mit *q*<sub>3</sub> ist dieser Ast nicht identisch; *q*<sub>3</sub> ist als besonderer Ast außer den beiden abwärts ziehenden vorhanden.

2) = Sulcus rectus.

3) = Sulcus frontoorbitalis.

keit in den Größenverhältnissen beanspruchen. Erheblich sind die Differenzen bezüglich der Furche  $g + t + h$  <sup>1)</sup>). MARCHAND giebt an <sup>2)</sup>), dieselbe „bilde fast stets eine einfache gestreckte oder etwas bogenförmige Furche, welche in der Regel einen kleinen medialen Seitenast abgiebt. Diesen einfachen Verlauf haben wir nur auf einer Hemisphäre gefunden, auf den drei anderen fanden wir die beschriebene Y-Form. Wir nehmen an, daß die einfache Orbitalfurche MARCHAND's in ihrem hinteren Stück dem Stamm des Y entspricht und der Furche  $g$  homolog ist; der vordere Abschnitt von  $g$  (d. i. der mediale Gabelast des Y) ist ganz verkümmert oder auf jenen kleinen Seitenast reduziert. Das vordere Stück der einfachen Orbitalfurche MARCHAND's würde dann unserer Furche  $t + h$  <sup>3)</sup>) entsprechen. Ebenso deuten wir auch GRATIOLET's Fig. 3.

Die Variabilität der  $z$ -Furchen betont auch MARCHAND. Auch auf seinen Figuren läßt sich meist ein longitudinaler und 1—2 transversale Schenkel bzw. Teilstücke unterscheiden.  $J$  finden wir gleichfalls wieder. Auch  $H$  und  $H'$  sind auf einigen Hemisphären (vgl. z. B. Fig. 21 u. 23) sehr deutlich erkennbar und von  $r$  getrennt. Das System  $q + q'$  finden wir bei MARCHAND stets wieder. Über die abweichende Lage von  $q'$  zu  $E$  haben wir oben bereits gesprochen.  $q'$  und die Äste  $q_1$  und  $q_2$  sind auf Fig. 21 und 24 sehr deutlich wiederzufinden. Auf Fig. 23 ist das einfache Lageverhältnis zunächst insofern gestört, als vor  $q'$  nochmals eine annähernd parallele Furche verläuft, welche den orbitalen Mantelrand fast erreicht (und zwar vor  $E$  und hinter  $R$ ). Auch wir haben eine ähnlich gelegene Furche auf 2 Hemisphären gefunden: auf der einen war sie scheinbar mit  $q'$  verbunden (s. S. 85), auf der anderen scheinbar mit  $R$ . Wir bezeichnen diesen Furchenzweig, wie bereits erwähnt, als  $q''$ . Die MARCHAND'sche Bezeichnung können wir nicht acceptieren: derselbe bezeichnet nämlich in solchen Fällen  $q''$  als untere und  $q'$  als mittlere Präcentralfurche. Daraus ergäbe sich aber die jedenfalls zu verwerfende Konsequenz, daß die Furche  $q_1$  ( $= f_3$  bei MARCHAND) bald (Fig. 23) aus der mittleren, bald aus der unteren

---

1) = Sulcus orbitalis.

2) S. 21.

3) Hier ist natürlich nur der vordere Abschnitt der Furche  $h$  gemeint, das Verschwinden des hinteren haben wir schon bei den niederen Affen festgestellt und verfolgt. Ein Rest des hinteren ist vielleicht in der Furche  $x$  in Fig. 20 bei MARCHAND erkennbar.

Präcentralfurche (z. B. bei dem Gorilla, Fig. 18) entspringt. An der durchgängigen Identität des rechtwinkligen Furchensystems, welches wir im Frontallappen fast aller Affen finden, muß doch jedenfalls festgehalten werden. Wir nehmen daher an, daß  $q''$  eine neue Bildung ist. Dabei ist es uns sehr wahrscheinlich, daß  $q''$  bei genauerem Eindringen in die Tiefe der Furchen  $q'$  sich erheblich öfter finden würde, als man bei oberflächlicher Betrachtung annimmt. Es dürfte sich nämlich öfter das von MARCHAND Fig. 24 abgebildete Verhalten vorfinden, d. h. das untere Endstück von  $q'$  von dem Hauptstück durch eine Tiefenwindung getrennt sein und somit die Dignität einer besonderen Furchen ( $q''$ ) besitzen. Fig. 3 b bei MARCHAND ist besonders bemerkenswert: hier findet sich zunächst  $q''$  getrennt von  $q'$  und in Verbindung mit  $R$ , wie wir es auch auf einer Hemisphäre gesehen haben. Dagegen findet sich ferner oberhalb des Systems  $q_1 + q_2 + q'$  nochmals eine frontale und eine sagittale Furchen ( $pcm$  und  $f_3$  der Figur). Wir halten diese Bildung für eine Varietät, welche unseren Furchen  $Z_1 + Z_2 + Z'$  entspricht und mit der mangelhaften Ausbildung der  $z$ -Furchen auf diesem Gehirn zusammenhängt. Keinesfalls möchten wir mit MARCHAND seine Furchen  $f_3$  auf Fig. 3 b ohne weiteres mit der Furchen  $f_3$  der anderen Figuren (z. B. Fig. 21, 24 etc.) identifizieren. Auf der rechten Hemisphäre desselben Gehirns (Fig. 3 a) würden wir gleichfalls die auffällige Furchenlagerung anders als MARCHAND deuten. Wir nehmen an, daß  $r$  hier ausnahmsweise oberhalb  $q_1$  zu liegen kommt, eine Verschiebung, welche auf der linken Hemisphäre durch den auffällig starken medialen Ast von  $r$  bereits vorbereitet ist und uns bei dem Chimpansen wiederum begegnen wird. Die von MARCHAND als  $f_3$  bezeichnete Furchen entspricht ganz unserem  $Z_1$ . Auf der Fig. 1 a und b halten wir die Furchen, welche MARCHAND als  $f_3$  bezeichnet, für  $q_1$ ; die Unregelmäßigkeit besteht darin, daß  $q_1$  von  $q_2$  und  $q'$  losgelöst ist und auffällig nahe an den Mantelrand heranreicht. Auch wir haben dies gelegentlich beobachtet.

Aus diesen Auseinandersetzungen ergibt sich jedenfalls, daß die Stirnhirnfurchen des Orang sehr variabel verlaufen. Ein einheitlicher Grundplan läßt sich zur Zeit noch nicht feststellen. Wir geben ohne weiteres zu, daß unsere Deutung nicht die einzig mögliche ist<sup>1)</sup>. Wir geben ihr nur deshalb den Vorzug, weil sie sich an den Grundplan der Stirnhirnfurchung, wie wir ihn bei den

1) Auch CUNNINGHAM hat diese Schwierigkeit anerkannt (l. c., p. 295). Seine Abbildung (p. 294) ist durch das Fehlen von  $q'$  besonders auffällig.

niederen Affen festgestellt haben, eng anschließt und nicht mit ganz neu auftretenden Furchen operiert. Ganz unrichtig gestellt erscheint uns auch die öfter diskutierte Frage nach der Zahl der Stirnwindungen. Speziell erscheint uns auch die neueste Deutung MARCHAND's, wonach das Furchengebiet unterhalb  $q_1$  (bis  $r$ ) zusammen mit demjenigen oberhalb  $q_1$  (bis  $J$ ) eine Windung, nämlich die mittlere Stirnwindung bilden soll, nicht zweckmäßig, da wir sonst doch stets die Windungen nach den Furchen abgrenzen und die Furche  $q_1$  gerade eine der frühesten und konstantesten Furchen des Affengehirns ist.

Erheblich leichter ist die Orientierung auf der Medialfläche. Wir konnten dieselbe auf 2 Hemisphären untersuchen. Beide stimmten im wesentlichen überein:  $d_2$  schneidet nicht in die Mantelkante ein,  $d_1$  giebt unregelmäßig verteilte, zur Mantelkante aufstrebende Äste ab. Einen unmittelbar vor  $n$  einschneidenden bezeichnen wir als  $d_5$ . Auf der einen Hemisphäre ist  $d_4$  sehr stark entwickelt und erreicht oben die Mantelkante, während die untere Abbiegung  $d_3$  verkümmert ist; auf der anderen ist  $d_4$  nur schwach angedeutet, während  $d_3$  sehr deutlich ist und weit abwärts reicht. Unterhalb  $d_4$  finden sich stets noch zwei Furchen, eine obere, welche  $C$  entspricht, und eine kürzere untere, welche wir als  $L$  bezeichnen. Die Zeichnung GRATIOLET's<sup>1)</sup> stimmt hiermit völlig überein, desgleichen diejenige CHAPMAN's. Die Furche  $k + w$  stellt sich bei oberflächlicher Betrachtung als eine lange, bis unter das Splenium hinabreichende Furche dar. An ihrem unteren Ende kommt sie der Furche  $c$  sehr nahe. In ihrem oberen Abschnitt verläuft sie fast genau perpendikulär, im unteren weicht sie in auffälliger Weise nach vorn ab. Nur auf einer Hemisphäre konnten wir den Grund der Furche untersuchen. Hierbei fand sich auf der Grenze des oberen und mittleren Drittels — etwa an derselben Stelle, wo die Furche deutlich nach vorn sich zu wenden beginnt — eine tiefe Übergangswindung. Wir möchten die Vermutung aussprechen, daß das untere Stück, unterhalb dieser Übergangswindung, nicht zu  $k + w$  gehört, sondern der Furche  $G$  entspricht. Die Furche  $K$  ist auf beiden Hemisphären deutlich. Auf der einen fanden wir in dem keilähnlichen Raum zwischen  $w$  und  $c$  auch die Furche  $B'$  wieder.  $c$  verläuft bogenförmig, seine Gabelung gehört ganz der Medialfläche an<sup>2)</sup>. GRATIOLET's

1) Fig. 4.

2) Auf unserer Figur sind die Einschnitte angegeben, wie sie sich bei Verlängerung der Furchen ergeben würden.

Abbildung weicht von der unserigen und auch von der CHAPMAN'schen insofern sehr erheblich ab, als  $w$  nach anfänglichem perpendikulären bzw. sogar etwas nach vorn gerichteten Verlauf plötzlich nach hinten abweicht und mit 2 Gabelästen endet, welche in hohem Maße an die Furchen  $w_1$  und  $w_2$  der Makakarten etc. erinnern. Eine sichere Entscheidung, ob eine solche Homologie thatsächlich besteht, läßt sich nicht treffen, da GRATIOLET den Grund der Furchen nicht untersucht hat. Es könnte sich sehr wohl auch um eine Scheingabelung handeln, wie wir sie auf CHAPMAN's Figur finden. Auf der letzteren ist namentlich noch bemerkenswert, daß die Endgabel der Furche  $c$  stark nach oben gewendet ist.

Die Furche  $y$  findet sich in der typischen Lage. Die Furche  $f$  ist oft durch große Länge ausgezeichnet. Hinten endet sie gablig, vorn liegt sie in der gewöhnlichen Weise zwischen  $i_1$  und  $y$ . Auf 2 Hemisphären war  $f$  auffällig kurz und endete dem hinteren Ende von  $y$  gegenüber. Dafür fand sich zwischen  $i_1$  und  $i_3$  einerseits und  $f$  und  $y$  andererseits eine parallele intermediäre Furche  $f'$ . Die Furche  $u$  schneidet zwischen  $c_1$  und  $c_2$  ein. Der Einschnitt von  $x$  ist

nur auf der einen Hemisphäre zu finden. Des Erscheinens von  $b$  bzw.  $b'$  auf der medialen Basalfläche wurde oben bereits gedacht. Die Literaturangaben über die

Furchung dieser Rindenregion sind äußerst dürftig. Auch die Abbildungen lassen im Stich, da das Kleinhirn und der Hirnstamm diese Region meist völlig verdecken. Vergl. Fig. 32.

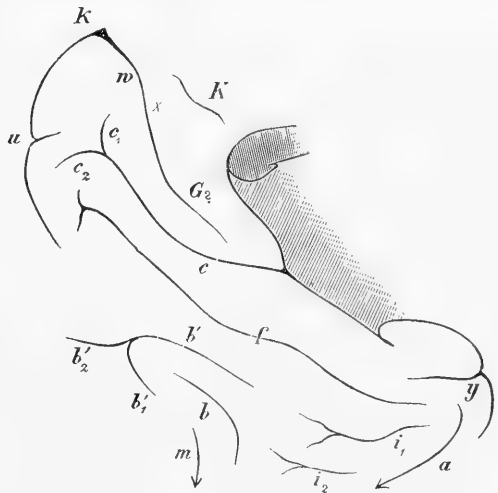


Fig. 32. Hinterer und basaler Teil der Medialfläche von *Simia satyrus*. Bei \* findet sich eine tiefe Übergangswindung. Unten greift die Zeichnung auf die laterale Konvexität über.

Die wichtigsten Eigentümlichkeiten des Orangehirns sind:

- 1) Gablige Spaltung von  $a$ .
- 2) Scheinbare Verbindung von  $e + l$  mit  $m$ .
- 3) Oberflächliche Trennung der Furche  $k$  vom System  $e + l + m$ .
- 4) Geringe Entwicklung von  $b$ , Vorkommen von  $b'$ .
- 5) Starke Knickung von  $n$ .
- 6) Starke Entwicklung von  $N$  und namentlich von  $E$  und  $R$ .
- 7) Ausgedehnte und sehr variable Verästigungen und Abspaltungen im System  $q' + q$ .
- 8) Völlige Trennung der Furche  $r$  von  $q$ .
- 9) Stärkere Entwicklung der oberen Stirnfurchen, namentlich von  $z$ .
- 10) Auftreten einer Furche  $L$  unterhalb  $C$ .
- 11) Beschränkung der Gabel von  $c$  auf die Medialfläche.
- 12) Ausgiebige Verlängerung von  $w$  nach vorn und unten (vielleicht durch Verschmelzung mit dem anderwärts nicht deutlich auffindbaren  $G$ ).
- 13)  $f$  hat typischen Verlauf, zuweilen ist es sehr kurz, statt dessen findet sich eine neue Furche  $f''$ .

## 2. Gorilla engena.

Wir fassen uns bezüglich dieses Anthropomorphen sehr kurz, da wir keine Gelegenheit zu eigenen Untersuchungen hatten. Nach der vorliegenden Litteratur <sup>1)</sup> scheinen die wichtigsten Eigentümlichkeiten und die Hauptabweichungen vom Orangehirn folgende zu sein:

- 1) Die Gabelung der Sylvischen Furche ist oft sehr mächtig entwickelt (BROCA).
- 2) Die Furche  $a$  zeigt die Gabeläste  $a_1$ ,  $a_2$  und  $a_3$  sehr deutlich.

---

1) Vgl. außer früher citierten Arbeiten namentlich: BISCHOFF, Das Gorillagehirn und die untere oder dritte Stirnwindung, *Morph. Jahrb.*, 1878; ders., *Morph. Jahrb.*, 1882; ders., Sitz.-Ber. Ak. München 1877; CHAPMAN, On the structure of the Gorilla, *Proc. Ac. Nat. Sc., Philadelphia* 1878; THANE, The brain of the Gorilla, *Nature* 1876; PANSCH, Referat über einige neuere Arbeiten über das Gehirn, *Arch. f. Anthropol.*, 1878; BISCHOFF, Über Brachycephalie und Brachyencephalie des Gorilla etc., Sitz.-Ber. Ak. München 1881; BROCA, Sur le cerveau du Gorille, *Assoc. franç. pour l'av. d. sc.* 1877 und *Bull. de la Soc. d'anthrop.* 1879, p. 114—116; MÖLLER, Beiträge zur Kenntnis des Anthropoidengehirns, Berlin 1891.

3)  $b$  gehört ganz der Medialfläche an und endet mit einer Gabel vor  $a_3$ .

4) Das Knie von  $n$  ist weniger scharf;  $N$  ist vorhanden.

5)  $o$  kann mit  $l + e$  verbunden sein (RÜDINGER), öfter ist es frei.

6)  $l''$  findet sich fast stets, zuweilen auch  $l'$ ; meist erscheinen  $e$  und  $l$  zu einer einzigen Furche verbunden.  $e'$  findet sich meistens <sup>1)</sup>).

7)  $m$  verhält sich wie beim Orang. Die Gabelung am oberen Ende scheint sich stets zu finden.

8)  $k$  ist bald nur in der Tiefe, bald auch oberflächlich von  $e$  bzw.  $m$  getrennt (vgl. z. B. das Gehirn, welches BROCA in der Ansicht von oben darstellt).

9) Zwischen  $o$  und  $k$  (bzw.  $e'$ ) findet sich stets eine sagittal oder schräg verlaufende Furche, welche der Furche  $W$  des Gibbon-gehirns entspricht.

10)  $x$  ist sehr verschieden entwickelt (s. z. B. die Lateralansicht der rechten Hemisphäre bei BROCA: S. susoccipit. II).

11)  $u$  scheint sehr stark entwickelt.

12) Eine sagittal oder schräg verlaufende Furche findet sich hinter  $k$  und vor  $c_1$ . Wir bezeichnen sie als  $B$ . Sie entspricht hinsichtlich der Lage genau der Furche  $B$  bei Lagothrix (s. d.) <sup>2)</sup>).

13)  $E$  ist stets vorhanden, desgleichen  $R$ .

14)  $q'$  endet zwischen  $E$  und  $N$ ,  $q_2$  ist ziemlich kurz,  $q_1$  länger und scheinbar mit  $r$  verschmolzen. Oft findet sich ein paralleles System  $Z' + Z_1 + Z_2$ .

15)  $z$  besteht in der Regel aus einer frontalen Furche, welche nach vorn in ihrer Mitte einen sagittal verlaufenden Ast abgibt.

16)  $J$  verläuft bald mehr frontal, bald mehr sagittal und liegt oberhalb  $q_2$ .

17)  $H$  bzw.  $H'$  verläuft sagittal und reicht meist sehr weit herab (bis fast zur Orbitalfläche) <sup>3)</sup>).

1) Mit Unrecht sieht RÜDINGER (Festschrift für HENLE)  $e'$  als eine besondere neue Bildung an.

2) Der Einschnitt in die mediale Mantelkante, welchen BROCA in seiner Abbildung des Gorillahirns von oben hinter  $k$  und vor  $B$  zeichnet und welcher sich auf der Medianfläche in  $w$  fortzusetzen scheint, wird weiter unten zu besprechen sein.

3) Aus der MARCHAND'schen Darstellung heben wir bez. der Stirnfurchen noch folgendes hervor: Auf einer Hemisphäre fehlt der frontale Schenkel von  $z$  und der sagittale entspringt direkt aus  $n$ .

18)  $d_2$  schneidet in die Mantelkante ein;  $d_3$  und  $d_4$  sind beide vorhanden, aber kurz. Desgleichen finden sich die Furchen  $C$  und  $L$ .

19)  $w$  bleibt von  $c$  oberflächlich getrennt. Die Gabel von  $c$  ist auf die Medialfläche beschränkt. Zwischen  $c$  und  $w$  findet sich  $B'$ .

20)  $f$  endet hinten einfach, vorn erreicht es eben die laterale Konvexität unterhalb  $i_3$ . Das vordere Ende von  $f$  liegt erheblich hinter dem hinteren Ende von  $y$ .

Über die Orbitalfurchen wagen wir auf Grund der einzigen klaren Figur, welche die Litteratur bietet <sup>1)</sup>, keine bestimmte Angabe.

### 3. Troglodytes niger.

Von Troglodytes niger standen uns 6 Hemisphären zur Verfügung, ferner 2 Hemisphären von Troglodytes Savagii (aus dem College of Surgeons). Bekanntlich ist noch nicht definitiv festgestellt, ob es sich hier lediglich um 2 Varietäten oder verschiedene Arten handelt. Wir werden im folgenden die Besprechung im allgemeinen für alle 8 Hemisphären verbinden und nur gelegentlich etwaige Abweichungen von Troglodytes Savagii besonders hervorheben.

Die Litteratur über das Chimpansegehirn ist sehr reich. Spezialarbeiten verdanken wir CHAPMAN <sup>2)</sup>, GIACOMINI <sup>3)</sup>, TURNER <sup>4)</sup>, JOH. MÜLLER <sup>5)</sup>, MARSHALL <sup>6)</sup>, PARKER <sup>7)</sup>, MACARTNEY <sup>8)</sup>,

---

$q_2$  fehlt auf der einen Hemisphäre, statt dessen findet sich eine frontal gestellte, zwischen  $z$  und  $q'$  eingeschaltete Furche. Auf der anderen ist  $q' + q_1 + q_2$  in typischer Weise entwickelt und nur etwas tief gelegen, aber über diesem System hat sich ein zweites ähnliches, also gleichfalls etwa T-förmiges Furchensystem entwickelt.  $r$  entspringt zwischen den vorderen horizontalen Schenkeln der beiden Systeme.

1) MARCHAND, Fig. 16.

2) On the structure of the Chimpanzee. Proc. Ac. Nat. Sc., Philadelphia 1879.

3) Sul cervello di un Chimpanse. Atti d. R. Acc. di Torino, 1889.

4) Notes more especially on the bridging convolutions in the brain of Chimpanzee. Proc. R. Soc. of Edinb., 1866.

5) Zur Anatomie des Chimpansegehirns. Arch. f. Anthropol., 1888.

6) On the brain of a young Chimpanzee. Nat. Hist. Rev., 1861.

7) On the brain of a Chimpanzee. Med. Record. New-York, 1880.

8) On the minute structure of the brain in the Chimpanzee and human idiot etc., 1842.



ROHON<sup>1)</sup>, JOH. MÖLLER<sup>2)</sup>, SCHROEDER VAN DER KOLK<sup>3)</sup> und BISCHOFF<sup>4)</sup>. Wir werden im folgenden öfter auf dieselben zurückkommen.

Die Sylvische Furche *S* (s. Fig. 33) zeigt keine wesentlichen Besonderheiten. Spaltung am oberen hinteren Ende war nur auf einer Hemisphäre (Tr. Savagii) angedeutet. Die Furche *a* zeigt

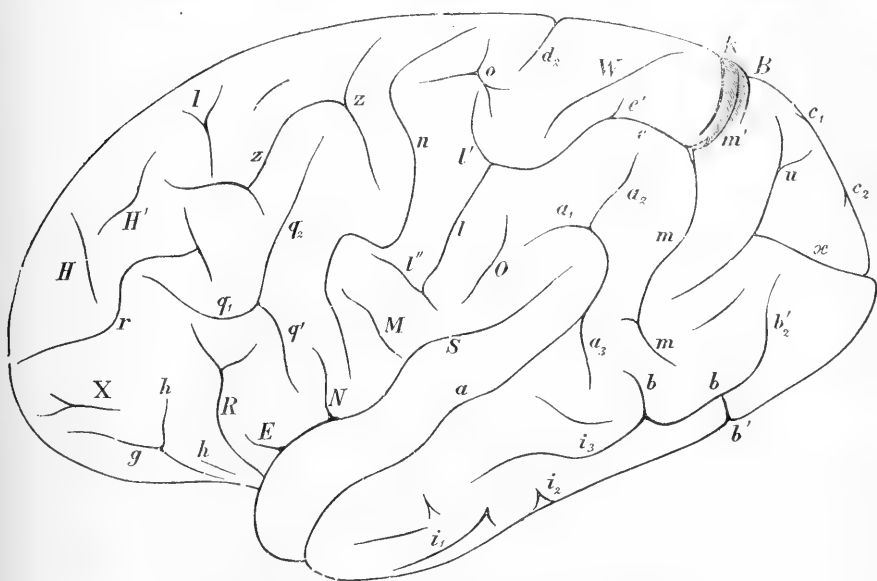


Fig. 33. Laterale Konvexität des Chimpansegehirns.

die Fortsätze  $a_1$ ,  $a_2$  und  $a_3$  stets sehr deutlich. Das obere hintere Ende von *S* umkreist sie bald mehr, bald weniger weit. Zuweilen teilen sich  $a_1$  und  $a_2$  nochmals gablig. Auf einer Hemisphäre giebt *a* zwei parallele Äste, welche beide  $a_2$  entsprechen, außer der Furche  $a_1$  ab. Auf einer Hemisphäre geht  $a_1$  in *O* über, auf einer anderen (Tr. Savagii) fehlt  $a_1$  ganz, und die Furche *O* ragt bis in die Gegend hinauf, wo sonst  $a_1$  zu liegen pflegt.

1) Zur Anatomie der Hirnwindungen bei den Primaten. München, E. Stahl, 1884.

2) Beiträge zur Kenntnis des Anthropoidengehirns. Abh. u. Berichte d. zool. Mus. zu Dresden, Berlin 1891.

3) Ontleedkundige nasporingen over de hersenen van den Chimpanse, 1849.

4) Über das Gehirn eines Chimpanse. Sitz.-Ber. d. Akad. z. München, 1870.

Endlich ist auf einer Hemisphäre  $a$  in seinem oberen Verlauf sowie  $a_2$  so nahe an  $m$  herangerückt und die schmale Windung, welche beide trennt, so tief gelegen, daß  $a$  bzw.  $a_2$  und  $m$  zu verschmelzen scheinen.  $M$  ist stets vorhanden und schneidet meist in die obere Lippe von  $S$  ein. Oberhalb  $M$  findet sich oft noch eine analoge Furche  $M'$ .

Die Furche  $n$  zeigt zwei Ausbuchtungen nach vorn. Die untere, welche mit der Verlängerung von  $M$  offenbar im Zusammenhang steht, wurde bereits erwähnt. Sie entspricht zugleich dem Fortsatz  $l''$  und ist dem Knie der Furche  $n$  bei dem Orang homolog. Letzteres liegt sonach beim Schimpanse der Medialkante erheblich ferner. Die obere steht in Beziehung zu einem später zu erwähnenden Aste der Furche  $o$ . Das System  $l + e + m$  hat mit dem gleichnamigen System des Oranggehirns sehr viel Ähnlichkeit.  $l$  geht auf allen Hemisphären direkt in  $e$  über, und das Endstück von  $e$  senkt sich in die vordere Lippe von  $m$  ein. Der Ast  $l''$  entspringt zum Unterschiede vom Oranggehirn nicht aus dem unteren Abschnitt von  $l$ , sondern geradezu aus dem unteren Ende von  $l^1$ ). Die Richtung und die Beziehung zum Knie von  $n$  ist dieselbe wie bei dem Orang. Sehr stark ist stets  $l'$  entwickelt. Dieser Fortsatz zieht bald fast senkrecht, bald schräg, nach vorn abweichend, nach oben. Zusammen mit einem Ast der Furche  $o$  dringt er oft in das Rindenfeld ein, welches im Bereich der oberen Ausbuchtung der Furche  $n$  gelegen ist. Zuweilen lassen sich sogar, so z. B. sehr schön auf einer Hemisphäre von *Troglodytes Savagii*, zwei obere Ausbuchtungen im Verlauf von  $n$  erkennen, deren obere  $o$  entspricht, während die untere  $l'$  aufnimmt. Andererseits verläuft auf anderen Hemisphären  $l'$  der Furche  $n$  fast genau parallel. Auf einer Hemisphäre fanden wir auch die Furche  $V$  oberhalb  $l''$  zwischen  $n$  und  $l$ . Auf 3 Hemisphären geht  $l'$  direkt in einen Strahl der Furche  $o$  über, auf den anderen zieht es vor  $o$  auf die Furche  $n$  zu. Der Spitzenfortsatz  $e'$  fehlt nur bei *Troglodytes Savagii*.  $O$  war viermal nur angedeutet, zweimal als ca.  $1\frac{1}{2}$  cm lange Parallelfurche zwischen  $S$  und  $l$  entwickelt. Auf den beiden Hemisphären von Trogl.

---

1) Wenn  $M'$  vorhanden ist, so pflegt  $l''$  scheinbar mit ihm zu verschmelzen. — Anhangsweise erwähnen wir noch, daß auf einer unserer Hemisphären  $n$  oberhalb des Knies (d. h. der unteren Ausbuchtung) durch eine vollkommen oberflächliche, fast 3 mm breite Übergangswindung unterbrochen ist. Auf die Beziehungen der Furche  $n$  zu den Stirnfurchen werden wir unten zurückkommen.

Savagii kommt es zu der oben bereits erwähnten eigentümlichen Beziehung zu der Furche  $a_1$ .

Die Litteraturangaben über die eben besprochenen Furchen bieten noch folgende bemerkenswerte Einzelheiten. Bei RÜDINGER scheint  $l''$  zu fehlen<sup>1)</sup>. Bei GIACOMINI tritt  $e'$  in Verbindung mit dem System der Furche  $W$ . TURNER beobachtete auf einem Gehirn Verschmelzung von  $a$  mit  $S$ . Die Seitenansicht eines Chimpansegehirns, welche SCHROEDER VAN DER KOLK und W. VROLIK geben, bietet zwar zahlreiche Besonderheiten, dürfte jedoch schwerlich exakt sein. Die Dorsalansicht scheint naturgetreuer und stimmt mit den sonstigen Beschreibungen leidlich überein. Auch die TIEDEMANN'sche Darstellung ist schwerlich zuverlässig. JOH. MÜLLER<sup>2)</sup> scheint ein ähnliches Zusammenfließen von  $a$  und  $m$  beobachtet zu haben, wie wir es auf einer Hemisphäre fanden. Auf MARSHALL's Abbildung fiel uns die starke Entwicklung von  $M'$  auf. CUNNINGHAM's Arbeit über die Intraparietalfurche<sup>3)</sup> enthält eine vorzügliche Abbildung der einschlägigen Verhältnisse bei dem Schimpanse. Bemerkenswert ist namentlich, daß  $e$  an seinem hinteren Ende sich gabelt. Der obere Gabelast ist es, welcher in die Tiefe von  $m$  eintritt. Wir können diese Angabe durchaus bestätigen. Auch heben wir hervor, daß auf der von CUNNINGHAM abgebildeten Hemisphäre zwei vor  $k$  gelegene Spitzenfortsätze  $e'$  vorhanden sind (vgl. Fig. 35, 36 und 48 der Surface anatomy).

Die Furche  $o$  stellt sich auf 3 Hemisphären einfach als die geradlinige Verlängerung von  $l'$  dar. Auf den anderen ist sie mehrstrahlig und außer Zusammenhang mit  $l'$ . Unter den Strahlen kehren 3 sehr regelmäßig wieder: ein hinter  $l''$  absteigender, ein in die obere Ausbuchtung von  $n$  eintretender und ein vor den Einschnitt  $d_2$  zur Mantelkante ziehender.  $k$  verschmilzt für die oberflächliche Betrachtung mit  $m$ . Dringt man in die Tiefe ein,

---

1) Festschr. f. HENLE.

2) Arch. f. Anthr., Bd. 17.

3) Journ. of anat. and physiol., 1890. In dem neueren Werk desselben Autors ist auf einer Hemisphäre (Fig. 35) die Furche  $p$  sehr deutlich vorhanden. Auf Fig. 36 endet  $l'$  links gablig. Im Verlauf von  $e+l$  fand C. öfter tiefe Übergangswindungen, so (Fig. 35) beiderseits vor dem Abgang von  $e'$  und bei einem anderen Tier (Fig. 36) beiderseits hinter dem Abgang von  $l'$ . Interessant ist auch, daß C. auf allen seinen 4 Chimpansegehirnen eine tiefe Übergangswindung im Grunde von  $n$  gefunden hat,

so ergibt sich, daß die topographischen Beziehungen von  $k$ ,  $w$ ,  $e$  und  $m$  in allen wesentlichen Punkten dieselben sind wie bei dem Orang. Zwischen  $k$  und  $o$  liegt außer  $e'$  und dem 1,0–1,5 cm in die laterale Konvexität hineinragenden Einschnitt  $d_2$  noch eine sehr charakteristische Furche, welche schräg von der Mantelkante vor- und abwärts zieht. Sie bedingt eine Einbuchtung der Furche  $e$  nach unten. Da sie im wesentlichen vor  $e'$  liegt, ist sie der Furche  $W_1$  des Orangehirns homolog. Im einzelnen kommen öfter einige Abweichungen vor. Mitunter verläuft z. B.  $W_1$  der Furche  $e$  parallel, so daß es zu einer Ausbuchtung der letzteren nicht kommt. Hinter  $e'$  liegt oft noch eine Furche, welche — abgesehen von ihrem fast genau sagittalen Verlauf — mit  $W_2$  übereinstimmt. Diese Furche  $W_2$  kann, wenn  $e'$  kurz ist, oberhalb  $e'$  scheinbar mit  $W_1$  zusammenfließen. Die Litteraturangaben über diese Gegend sind sehr dürftig. Ein Zusammenfließen aller 3 Furchen ( $o$ ,  $W_1$  und  $W_2$ ) zu einer einzigen, T-förmig gestalteten Furche, wie es CUNNINGHAM Fig. 35 darstellt, haben wir nur auf einer Hemisphäre beobachtet. Zu dieser Figur CUNNINGHAM's müssen wir außerdem bemerken, daß wir uns des Verdachtes nicht erwehren können, daß die auf der linken Hemisphäre mit  $c$  bezeichnete und als secondary sulcus in the superior parietal lobule gedeutete Furche den Einschnitt  $d_2$  darstellt, und daß dieser auf der anderen Hemisphäre abnormer Weise fehlt. Die mit  $c$  bezeichneten Furchen der Fig. 36 entsprechen hingegen durchaus unserer Furche  $W_1$  bzw.  $W_1 + W_2$ .

Im Occipitallappen ist zunächst bemerkenswert, daß  $m'$  außer bei *Tr. Savagii* nicht mit einer Endgabel, sondern einfach endet. Unmittelbar hinter  $m'$  schneidet die Furche  $B$  resp.  $B'$  der Medialfläche ein. Dieser Einschnitt liegt bald in der hinteren Wand von  $m'$  verborgen, so daß er erst bei Lüftung des Operculums sichtbar wird, bald schneidet er in den frei liegenden Teil des Operculums ein und ist dann ohne weiteres erkennbar. Die Furche ist  $u$  auf 2 Hemisphären sehr stark entwickelt und läuft  $m$  annähernd parallel. Etwa in der Mitte ihres Verlaufes giebt sie in typischer Weise die Furche  $x$  ab, welche annähernd horizontal nach hinten zieht und im Bereich des Occipitalpols sich auf die Medialfläche schlägt, um hier noch eine kurze Strecke zwischen  $f$  und  $c_2$  aufzusteigen. Auf der einen dieser beiden Hemisphären endet  $u$  oben einfach, zwischen  $c_1$  und  $c_2$ , auf der anderen endet  $u$  gablig: der hintere Gabelast liegt zwischen  $c_1$  und  $c_2$ . Auf einer dritten Hemisphäre fehlt der obere, d. h. der medialwärts von dem Abgang

der Furche  $x$  gelegene Abschnitt von  $u$  vollständig, auf einer vierten wird er durch zwei kleine, isolierte, frontal gestellte Furchen vertreten. Endlich ist auf den 4 übrigen Hemisphären — einschließlich der beiden Hemisphären von Tr. Savagii — nur  $x$  als tiefe einheitliche Furche vorhanden, und statt  $u$  — sowohl im unteren wie im oberen Abschnitt — finden sich einzelne kleine, bald mehr sagittal, bald mehr frontal gestellte Furchen. Des Hineinragens von  $b'$  in den Occipitallappen wird unten gedacht werden. Die Litteratur über den Occipitallappen enthält keine wesentlichen Abweichungen von dem eben beschriebenen Typus. Auf der Zeichnung RÜDINGER's ist sowohl  $u$  wie  $x$  auffällig schwach entwickelt;  $x$  scheint nicht einmal die Mantelkante und damit die Medialfläche zu erreichen. MÜLLER<sup>1)</sup> scheint das typische Verhalten, wie wir es für die beiden zuerst genannten Hemisphären beschrieben haben, auch gefunden zu haben. CUNNINGHAM (Fig. 48) zeichnet nur  $x$ . Bei GRATIOLET und SCHROEDER VAN DER KOLK finden sich statt  $u$  zwei isolierte, anscheinend sehr seichte Furchen,  $x$  ist mächtig entwickelt und hat seine typische Lage.

Im Schläfenlappen ist der Furche  $a$  bereits ausführlich gedacht worden. Die Furche  $i_1$  ist stets vorhanden und liegt meist sehr weit basalwärts, auf 4 Hemisphären ist auch  $i_2$  als isolierte Furche unterscheidbar.  $i_3$  fließt auf 6 Hemisphären mit  $b$  zusammen.  $b$  selbst sowie die zugehörige Furche  $b'$  zeigen sehr wechselnde Verhältnisse. Auf einer Hemisphäre von Tr. Savagii finden wir ein Verhältnis, welches mit demjenigen mancher Orangehirne fast ganz übereinstimmt:  $b$  liegt unterhalb der unteren Enden von  $m$  und  $a_3$  als annähernd horizontal verlaufende Furche und giebt nach oben einen Ast ab, welcher in den Winkel von  $a_3$  und  $a$  gelangt. An seinem vorderen Ende verschmilzt  $b$  scheinbar mit  $i_3$ . Hinter  $b$  schlägt sich die Furche  $b'$  von der Basalfläche auf die laterale Konvexität und teilt sich in zwei Gabeläste, einen vorderen  $b'_1$ , der mit  $b$  verschmilzt, und einen hinteren  $b'_2$ , der im Occipitallappen aufsteigt und daselbst gablig endet. Auf den übrigen Hemisphären ändert sich dies Lageverhältnis in mannigfacher Weise ab.  $b'_2$  ist stets vorhanden, bleibt aber oft ungegabelt.  $b'_1$  verschmilzt oft nicht mit  $b$ , sondern endet oberhalb oder unterhalb  $b$ .  $b$  selbst ist in diesen Fällen gewöhnlich sehr kurz, so daß es nach hinten kaum über  $m$  hinausragt. Der aufsteigende Ast von  $b$  fehlt niemals; auf 2 Hemisphären liegt er

1) Arch. f. Anthrop., 1887.

ausnahmsweise hinter  $a_3$  <sup>1)</sup>). Daß  $b$  und  $i_3$  bald verschmelzen, bald nicht, wurde bereits erwähnt.  $b'$  mündet auf einer Hemisphäre in die Furche  $f'$ . — Eine Furche  $f''$  fanden wir nur auf 2 Hemisphären unterhalb  $i_2$ . Auf Fig. 3 von GRATIOLET scheint sie gleichfalls vorhanden. Zuweilen verschmelzen auch alle  $i$ -Furchen und  $b$  wenigstens scheinbar zu einer langen Furche (vgl. auch die Abbildung GIACOMINI's). — Wir verzichten auf eine genauere Anführung der einschlägigen, übrigens sehr lückenhaften Litteraturangaben, da die in der Litteratur verzeichneten Variationen in unserer obigen Darstellung bereits enthalten sind.

Im Stirnlappen ist die Furchung wiederum eine sehr variable. Nur  $N$ ,  $E$  und  $R$  finden wir in ihrer gewöhnlichen Lage sofort und stets wieder. Auf einer Hemisphäre fanden wir auch die Furche  $q_3$  wieder. Das System  $q_1 + q_2 + q'$  ist auf 2 Hemisphären sehr mächtig entwickelt. Das untere Ende von  $q'$  liegt senkrecht über  $E$ .  $q_1$  ist kurz und steigt nach vorn oben auf,  $q_2$  ist sehr lang und zieht nach hinten und oben. Sein oberes Ende liegt mit dem Scheitel von  $e$  ungefähr auf gleicher Höhe.  $r$  beginnt oberhalb  $q_1$  und zieht im Bogen nach unten, um in seinem Endstück nach einem gegensinnigen Bogen fast horizontal nach vorn und medialwärts zu verlaufen. Ein System  $Z_1 + Z_2 + Z'$  fehlt auf diesen Hemisphären. Dagegen ist  $z$  sehr mächtig entwickelt. Es stellt ein H dar, bei welchem die oberen Abschnitte der senkrechten Schenkel stark auseinandergebogen sind. Im vordersten Teil des Stirnlappens zwischen  $r$  und der Mantelkante finden sich noch 3 Furchen, eine vordere und hintere ( $H$  und  $J$ ), welche frontal verlaufen, und eine mittlere, sagittal verlaufende  $H'$ . Zwei andere Hemisphären weichen von diesem klaren Typus insofern ab, als das System  $q_1 + q_2 + q'$  und die  $z$ -Furchen verhältnismäßig nur schwach entwickelt sind und statt dessen sich das System der  $Z$ -Furchen dazwischenschiebt. In letzterem sind auf der einen Hemisphäre die drei Schenkel  $Z_1$ ,  $Z_2$  und  $Z'$  deutlich zu erkennen, auf der anderen entspringt  $Z$  als einfache, annähernd sagittal verlaufende Furche aus der Furche  $n$ . Die Furchen  $H$ ,  $H'$  und  $J$  haben dieselbe Lage wie auf den beiden zuerst genannten Hemisphären. Die 4 übrigen Hemisphären welche wir besitzen, stellen Übergangsformen zwischen den beiden eben besprochenen Typen dar. Der Vollständigkeit wegen erwähnen wir noch, daß die Orbitalfurchen sehr reich entwickelt

1) Vor  $a_3$  findet sich dann noch eine kleine isolierte Bogenfurche.

sind.  $g$  ist meist vollständig vorhanden, aus  $g$  entspringt  $t$ , und letzteres geht in der gewöhnlichen Weise direkt in den vorderen Schenkel von  $h$  über. Der hintere Schenkel von  $h$  ist gewöhnlich, wenigstens andeutungsweise, auch vorhanden. In dem Raum zwischen den vorderen Schenkeln von  $g$  und  $h$  findet sich oft noch eine weitere dreistrahligte Furche, welche wir als  $X$  bezeichnen.

Die Litteratur bietet zahlreiche vorzügliche Darstellungen des Stirnhirns. Insbesondere hat MARCHAND eine ausgezeichnete Darstellung der Frontalfurchen des Chimpansen gegeben. Wir bemerken zu seinen Erörterungen, soweit sie die tatsächlichen Verhältnisse betreffen, nur folgendes: Einen direkten Übergang von  $r$  in  $q_1$ , wie ihn MARCHAND mehrfach angiebt, haben wir nur auf 2 Hemisphären gefunden, und auch auf diesen schien in der Tiefe eine allerdings niedrige Übergangswindung zwischen beiden Furchen zu liegen. Bemerkenswert erscheint uns ferner, daß die Furche  $r$  ( $f_4$  von MARCHAND) auf den Hemisphären, wo sie nicht mit  $q_1$  ( $f_2$  von MARCHAND) zusammenfließt, bald oberhalb, bald unterhalb  $q_1$  gelegen ist (vgl. z. B. Fig. 6 und 12). Auch wir haben auf 2 Hemisphären  $r$  hinten unterhalb  $q_1$  endigen sehen. Die Furche  $f_1$  von MARCHAND entspricht unserer Furche  $H'$  und z. T. auch dem sagittalen Teil von  $z$ . Die Furche  $f_3$  MARCHAND's rechnen wir bald zum System der  $Z$ -Furchen, bald zu demjenigen der  $q$ -Furchen. So ist z. B. auf Fig. 7  $f_3$  unzweifelhaft mit einem Stück von  $Z$  identisch, während es auf Fig. 6  $q_1$  zu entsprechen scheint. Dafür, daß die MARCHAND'sche Furche  $f_3$  kein einheitliches Gebilde ist, spricht auch die sehr wechselnde Lage, welche  $f_3$  auf den Abbildungen dieses Autors hat.  $f_2$  MARCHAND's deckt sich auf allen Hemisphären außer Figur 6 mit unserer Furche  $q_1$  <sup>1)</sup>. Bezüglich sonstiger Litteraturvergleiche verweisen wir auf die einschlägigen Abschnitte der MARCHAND'schen Arbeit, namentlich auch S. 14 u. 15.

Die Medianfläche des Chimpansegehirns (Fig. 34) ist aus naheliegenden Gründen viel seltener beschrieben worden. Auch wir konnten nur bei einem Gehirn durch einen Medianschnitt und Auslösung des Hirnstamms die Medialfläche uns in ihrem ganzen Umfang zugänglich machen. Die Furche  $d$  giebt in der üblichen Weise den Einschnitt  $d_2$  zur Mantelkante ab. Es wurde bereits erwähnt, daß derselbe unmittelbar hinter  $o$  liegt. Der Hauptstamm von  $d$  setzt sich oft noch jenseits  $d_2$  1—2 cm fort. Auf

1) Fig. 2 liegt wohl ein Druckfehler vor ( $f_2$  statt  $f_3$ ).





meist der Furche  $c$  annähernd parallel. Die Furche  $K$  ist — wohl im Zusammenhang mit dem weiten Vordringen von  $d_1$  in den Occipitallappen — oft gar nicht entwickelt. Folgt man der Mantelkante, so gewahrt man hinter dem Einschnitt von  $k + w$  zunächst denjenigen von  $m'$ , dann denjenigen von  $B$ . Letztere Furche ist ungemein konstant. Mit  $w_2$  kommuniziert sie nur scheinbar.  $c$  ist in typischer Weise entwickelt. Die Gabeläste  $c_1$  und  $c_2$  erreichen meist eben die Mantelkante. Zwischen der Fissura hippocampi und dem vorderen Ende von  $c$  bleibt zuweilen eine mehr als 1 cm breite Übergangswindung.  $w_1$  und  $c$  sind in der Regel oberflächlich getrennt. Auf den Einschnitt von  $c_2$  folgt derjenige von  $x$ . Hinter  $x$  gewahrt man oft noch eine kleine aufsteigende Parallelfurche, welche auf der Figur als  $x'$  bezeichnet ist. Die Furche  $f$  endet hinten an der typischen Stelle und zwar auf den meisten Hemisphären einfach<sup>1)</sup>. Ihr Verlauf ist meist nicht unterbrochen. Auf einer Hemisphäre findet sich im hinteren Abschnitt eine Übergangswindung, dergestalt, daß an der Unterbrechungsstelle der vordere Abschnitt oberhalb des hinteren gelegen ist. Auf einer anderen Hemisphäre spaltet sich  $f$  am hinteren Ende des vorderen Drittels in zwei Gabeläste, zwischen denen der hintere Furchenabschnitt endet. Das vordere Ende von  $f$  liegt in typischer Weise zwischen  $i_1$  und  $y$ . Auf einer Hemisphäre kommt es zu einer scheinbaren Verschmelzung von  $y$  und  $f$ . Meist giebt  $f$  einen stärkeren Furchenast nach hinten ab. Er entspricht wohl der früher als  $f'$  bezeichneten Furche. Auf einer Hemisphäre kommt es durch  $f'$  zu einer Verbindung von  $f$  und  $b'$  (s. o.), sonst endet  $f'$  frei. Eine Furche  $D$  ist nur auf einer Hemisphäre deutlich entwickelt.

In der Litteratur kämen zunächst die Abbildungen ROHON's in Betracht (Fig. 6 u. 8). Beide sind leider nicht sehr deutlich. Nach der einen scheint es, als gebe  $w$  einen Ast nach vorn unterhalb  $d_1$  und oberhalb  $K$  ab. Vortrefflich ist die Abbildung BROCA's in seinem Hauptwerk. Hier ist, wie wir es oben für eine Hemisphäre angegeben haben,  $d_3 + d_4$  von  $d$  getrennt. Die trennende Windung wird von BROCA als *Pli de passage fronto-limbique* bezeichnet. Seine *Incisure sous-frontale* entspricht unserem Aste  $d_5$ .  $f$  endet hinten gablig und zerfällt in zwei Stücke. Bei GIACOMINI sind die Äste  $w_1$  und  $w_2$  richtig angegeben,  $B$  erscheint jedoch fälsch-

---

1) Auf einer Hemisphäre endet  $f$  hinten mit einer Gabel. Der untere Gabelast biegt hier hinter  $x'$  nach unten.

lich als Ast von  $w_2$ . Was er als Sc. perpendiculare interna bezeichnet, ist der Einschnitt von  $m'$ . Auf der Abbildung TURNER's kommt es zu einer Scheinverbindung von  $w$  mit  $c$ . CHAPMAN's Zeichnung ist kaum brauchbar.  $C$  scheint mit  $d$  verbunden (?). Bei CUNNINGHAM finden wir keine besonders bemerkenswerten Angaben über die Medialfläche.

Als Haupteigentümlichkeiten des Chimpansegehirns führen wir sonach folgende an:

- 1)  $a$  zeigt stets die Gabeläste  $a_1$ ,  $a_2$  und  $a_3$ .
- 2)  $b$ ,  $b'$  und  $i_3$  verschmelzen öfter; der aufsteigende Ast von  $b$  (vor oder hinter  $a_3$ ) und der Ast  $b'_2$  sind stets vorhanden.
- 3) Das Knie (d. h. die untere Knickung von  $n$ ) liegt sehr weit unten.
- 4)  $l'$  und oft auch  $e'$  sind stark entwickelt;  $l''$  entspringt aus dem unteren Ende von  $l$ .
- 5)  $o$  ist 3—4-strahlig.
- 6)  $W_1$  ist stets stark entwickelt.
- 7)  $k$  ist nur durch eine Tiefenwindung von  $e$  und  $m'$  getrennt.
- 8)  $x$  kommuniziert oft mit  $u$  und ist stark entwickelt. Auf der Medianfläche reicht es nicht weit. Dafür findet sich daselbst oft eine Parallelfurche  $x'$ .
- 9)  $E$ ,  $N$  und namentlich  $R$  sind stark entwickelt.
- 10) Das System  $g + h + t$  ist meist vollständiger als bei dem Orang entwickelt. Eine Furche  $X$  kommt oft hinzu.
- 11)  $r$  ist meist von  $q_1$  getrennt, meist endet es über  $q_1$ .
- 12) Bald ist das System der  $z$ -Furchen und  $q_2$  stark entwickelt, bald schiebt sich zwischen ersteres und  $q_2$  ein System der  $Z$ -Furchen ein.
- 13)  $H$  und  $J$  verlaufen frontal,  $H'$  sagittal.
- 14)  $d_3 + d_4$  löst sich zuweilen von  $d$  los.
- 15)  $C$  ist stark entwickelt,  $L$  fehlt meist.
- 16)  $d_2$  reicht oft weit in die Konvexität hinein. Zuweilen ist es von  $d_1$  losgelöst.  $d_1$  reicht oft über das Splenium hinaus.
- 17)  $w$  giebt einen der Mantelkante parallel laufenden Ast  $w'$  ab; unten teilt sich  $w$  in  $w_1$  und  $w_2$ . Zu einer auch nur scheinbaren Verschmelzung mit  $c$  kommt es fast niemals.
- 18)  $B$  schneidet hinter  $m'$  ein, bezw. ist in der hinteren Lippe von  $m'$  verborgen.
- 19)  $D$  findet sich selten.
- 20)  $f$  ist oft unterbrochen. Der Ast  $f'$  findet sich fast stets.

$f''$  ist höchstens angedeutet. Vorn endet  $f$  zwischen  $i_1$  und  $y$  in typischer Weise.

### Vergleich mit den Großhirnfurchen des Menschen.

Wir beschränken uns darauf, die Furchen, welche wir im Vorigen bei den Affen beschrieben und mit Buchstaben benannt haben, auch bei dem Menschen aufzusuchen. Eine genaue Beschreibung des Verlaufs und der Lage dieser Furchen bei dem Menschen zu geben, liegt dem Zweck dieser Arbeit ganz fern.

Die Furche  $S$  findet sich sofort bei dem menschlichen Gehirn wieder. Sie wird hier als der Ramus posterior fossae Sylvii bezeichnet. Die Furche  $N$  wurde von BROCA, HERVÉ und MÖLLER fälschlich mit dem vorderen aufsteigenden Ast der Sylvischen Furche des Menschen homologisiert. Die Unrichtigkeit dieser Anschauung ist namentlich von MARCHAND neuerdings in treffender Weise nachgewiesen worden.  $N$  ist vielmehr unzweifelhaft mit der von EBERSTALLER als unterer Querfurche zur Centralspalte bezeichneten Furche, dem Sulcus subcentralis anterior MARCHAND's, identisch. Ebenso entspricht  $M$  dem Sulcus subcentralis posterior oder der Querfurche zur Retrocentralfurche EBERSTALLER's. Auf größere Schwierigkeiten stößt die Auffindung der Furche  $E$  bei dem Menschen. BROCA, HERVÉ, MÖLLER, MINGAZZINI, DENIKER u. a. homologisierten  $E$  mit dem vorderen horizontalen Ast der Sylvischen Furche, während CUNNINGHAM und WALDEYER  $E$  mit dem vorderen senkrechten Ast identifizierten. MARCHAND bezeichnet  $E$  als Sulcus opercularis und faßt ihn als das freie vordere Ende der oberen Grenzfurche der Insel. Wir schließen uns auf Grund unserer Untersuchungen der Anschauung CUNNINGHAM's an. Maßgebend hierfür erscheint uns namentlich die Thatsache, welche CUNNINGHAM zahlenmäßig festgestellt hat und welche wir in jeder Beziehung bestätigen können, daß auch bei dem Menschen nicht selten nur einer der vorderen Äste vorhanden ist, und daß man alle Übergänge zwischen dieser Bildung eines einzigen einfachen Astes und der Spaltung desselben in zwei Äste nachweisen kann. Namentlich EBERSTALLER hat in seiner ausgezeichneten Monographie über das Stirnhirn eingehend diese Übergangsformen beschrieben (Y-Form etc.). Auch die Thatsache, daß die völlige Spaltung in zwei vordere Äste bei dem männlichen Geschlecht und auf der linken Hemisphäre häufiger ist, gewinnt in diesem Zusammenhang, wie auch CUNNINGHAM hervorhebt, einige Bedeutung. Von diesem Standpunkt aus wird die Frage, ob  $E$

dem horizontalen oder dem aufsteigenden vorderen Ast entspricht, streng genommen, gegenstandslos <sup>1)</sup>). Wir drücken den Thatbestand vielmehr so aus: die einfache Furche *E* des Gehirns der höheren Affen differenziert sich bei dem Menschen sehr oft in zwei mehr oder weniger getrennte Furchen, den Ramus anterior horizontalis und den Ramus anterior perpendicularis fissurae Sylvii.

Wir schließen hier alsbald die Aufsuchung der Furche *R* bei dem Menschen an. Die Verwirrung und der Widerspruch der Ansichten ist hier noch erheblich größer. Die wichtigsten Anschauungen sind folgende.

1) BROCA nimmt an, daß auf dem menschlichen Gehirn im Bereich der Orbitalfläche 3 Furchen existieren: der Sillon orbitaire interne, welcher dem Sulcus rectus VALENTIN's oder dem Sulcus olfactorius der neueren Autoren entspricht, der Sillon en H (mit einer branche longitudinale interne und externe und einer branche transversale), welcher in Deutschland meist als S. orbitalis bezeichnet wird, und der Sillon orbitaire externe oder 2. Sillon orbitofrontal. Letzterer würde nach seinen Angaben der Furche *R* der Anthropoiden entsprechen. Diese Anschauung BROCA's ist von den neueren Autoren durchweg verlassen worden. Wir halten sie hingegen für vollständig richtig. Den Beweis für ihre Richtigkeit werden wir namentlich per exclusionem führen, indem wir die Unhaltbarkeit aller anderen abweichenden Hypothesen darthun. Aber auch in direkter Weise lassen sich zahlreiche Argumente für BROCA's bzw. unsere Anschauung anführen. Die von BROCA als Sillon orbitaire externe bezeichnete Furche des Menschengehirns hat bislang wenig Beachtung gefunden. WEISBACH <sup>2)</sup> vermischte sie in seiner bekannten Spezialarbeit über die Supraorbitalwindungen ganz mit seinem *e*-Ast der *H*-Furche. Über ihre Konstanz kann trotzdem kein Zweifel sein. Außer BROCA und GRATIOLET haben GIACOMINI, MINGAZZINI <sup>3)</sup> (unter der Bezeichnung S. frontomarginalis, seitliches Segment), EBER-

1) Ähnlich drückt sich auch EBERSTALLER aus (Das Stirnhirn, Wien u. Leipzig, 1890).

2) Ztschr. d. Wien. Ärzte, 1870.

3) MOLESCHOTT's Unters., Bd. 13, H. 6, S. 30, u. Bd. 14, H. 2, S. 22. Vgl. auch GIACOMINI, Guida allo studio delle circonvoluzioni cerebrali dell' uomo, Torino 1884, und TENCHINI, Cervelli di delinquenti, Parma 1885.

STALLER u. a. sie beschrieben. Auch BENEDIKT<sup>1)</sup> hat sie gefunden, aber leider mit zwei weiter vorn gelegenen Furchen zusammengeworfen. Wir haben sie auf keinem unserer zahlreichen menschlichen Gehirne vermißt. Ihr hinteres Ende ist oft etwas nach oben abgebogen. Vorn kommt es mitunter zu einer scheinbaren Verschmelzung mit dem äußeren Längsast der H-förmigen Furche. Meist ist sie ziemlich tief. Oft schneidet sie in schräger Richtung in die Hirnsubstanz. Wir bezeichnen sie als Sulcus fronto-orbitalis. Dieser S. fronto-orbitalis (nobis) des Menschen stimmt nun in allen Hauptpunkten mit *R* überein. Wie *R* entspringt er nahe der Sylvischen Furche, wie *R* liegt er zwischen  $g + t + h$ , d. h. dem Sulcus orbitalis und *E*, d. h. den Rami anteriores der Sylvischen Furche, wie *R* biegt sein vorderes Ende meist nach oben auf. Daß die Furche im vorderen Abschnitt nicht so entschieden senkrecht verläuft und nicht so weit in den Frontallappen hineinreicht wie *R*, erklärt sich ungezwungen daraus, daß bei dem Menschen, wie oben erwähnt, ein neuer Rindenabschnitt, die Sprachregion, sich zwischen die sich spaltende Furche *E* einschiebt. Es ist fast notwendig, daß dadurch *R* in die Lage gelangt, welche die Fronto-orbitalfurche des Menschen hat. Mit dieser Verschiebung und der Herandrängung an die Orbitalfurchen hängt es auch zusammen, daß scheinbare Verschmelzungen von *R* mit dem System  $h + t + g$  vorkommen. Das Argument, welches MARCHAND<sup>2)</sup> gegen die von uns vertretene Auffassung anführt, unsere Frontoorbitalfurche sei nur eine Nebenfurche von geringer Bedeutung, erscheint uns nicht stichhaltig, da die in Rede stehende Furche, wie bereits erwähnt, oft sehr tief ist und eine Verkürzung in der Längenausdehnung auch bei anderen Furchen (z. B. *a*) beobachtet wird<sup>3)</sup>.

2) Eine zweite Hypothese<sup>4)</sup> nimmt an, daß *R* dem äußeren Längsast der Orbitalfurche des Menschen entspreche (also dem Sulcus orbitalis externus im Sinne WEISBACH's). Wir müssen diese Hypothese verwerfen. Bei dem Chimpanse und vielen anderen Affen findet sich *R* und *h*, und zwar letzteres in ganzer Länge.

---

1) Studien an Verbrechergehirnen, Wien 1879. Vergl. auch ZUCKERKANDL, Med. Jahrb., 1883.

2) l. c., S. 47.

3) Gern geben wir hingegen MARCHAND zu, daß BROCA seine Anschauung nicht konsequent vertreten hat und im Einzelnen in zahlreiche Irrtümer, Verwechslungen und Widersprüche verfallen ist.

4) Hierher gehört z. B. auch die Ansicht von DENIKER.

Demnach ist auch beim Menschen *R* keinesfalls ein Teil des Sulcus orbitalis.

3) PANSCH<sup>1)</sup> und KOHLBRÜGGE homologisieren *R* mit dem vorderen Ast der Sylvischen Furche. Mit WALDEYER erscheint uns das Hauptargument KOHLBRÜGGE's, daß gelegentlich *R* und *E* kommunizieren, für eine Identität beider in keiner Beziehung beweisend.

4) MARCHAND homologisiert *R* mit der vorderen Grenzfurche der Insel. Danach würde der bei den Anthropoiden hinter *R* gelegene Rindenabschnitt noch zur Insel zu rechnen sein bzw. dem vorderen Inselabschnitt des menschlichen Gehirns entsprechen. Wir halten diese Homologisierung für unzulässig, weil *R* bei den Anthropoiden oft nicht bis zur Vallecula Sylvii bzw. bis zum Limen iusulae reicht, sondern durch eine hochgelegene Übergangswindung von der Insel getrennt bleibt. Wir konnten allerdings die Angaben MARCHAND's über die Insel der Anthropomorphen nicht an einem ebenso reichen Material nachprüfen, aber MARCHAND's eigene Angaben und Zeichnungen scheinen uns durchaus nicht beweisend für seine Behauptung. Es kommt hinzu, daß eine vordere Grenzfurche der Insel neben *R* bei den Anthropomorphen existiert. Man vgl. z. B. Fig. 43 bei MARCHAND, auf welcher sich vor der Incisur *is* eine deutliche Schattierung als vordere Grenze der Insel erkennen läßt. Im Bereich dieser Schattierungslinie erhebt sich der Orbitallappen schon bei den Anthropoiden über das Inselniveau, bei dem Menschen entwickelt sich das orbitale Operculum von dieser Linie aus. Die Übergangswindung, welche von dem orbitalen Operculum zur Insel zieht, findet sich bei den Anthropomorphen und dem Menschen in gleicher Weise. Auf die einzelnen hier in Betracht kommenden Homologien gedenken wir später an anderer Stelle ausführlicher zurückzukommen. Auch CUNNINGHAM hat sich neuerdings MARCHAND angeschlossen.

5) CHUDZIŃSKI<sup>2)</sup>, HERVÉ<sup>3)</sup>, EBERSTALLER und WALDEYER haben die Furche *R* des Affengehirns und zwar speziell der Anthropoiden mit dem Sulcus frontalis inferior des menschlichen Gehirns homologisiert. Wir gestehen zu, daß diese Homologie

---

1) Über die Furchen und Windungen am Gehirn eines Gorilla, 1876.

2) Die Arbeit war uns nur im Referat zugänglich.

3) La circonvolution de Broca, Paris 1888.

manches Verführerische bietet. Wir verwerfen sie trotzdem aus folgenden Gründen. Für die Furche *R* der Anthropomorphen ist der Ursprung nahe dem hinteren Rand der Orbitalfläche weitaus das charakteristischste Merkmal, sie liegt ferner zwischen *h* und *E*. Der Sulcus frontalis inferior des Menschen hingegen dringt nicht in den Raum zwischen dem Sulcus orbitalis und den Rami anteriores der Sylvischen Fissur ein, sondern zieht in der Regel an beiden vorüber. Es wäre geradezu eine Drehung von  $180^\circ$  notwendig, um die Furche *R* der Anthropomorphen in die Lage des Sulcus frontalis inferior des Menschen zu bringen. Diese Drehung müßte noch dazu in einem Sinn erfolgt sein, welcher der ganzen Weiterentwicklung des unteren Stirnlappens beim Menschen gar nicht entspricht.

Wir kehren daher zu der BROCA'schen Anschauung zurück und nehmen an, daß die Furche *R* des Affengehirns bei dem Menschen als selbständige Furche unterhalb des S. frontalis inferior wiederkehrt. Die übrigen Homologien des Stirnlappens sind damit größtenteils bereits festgelegt. Zunächst ist die Homologie für *r* zu bestimmen. LEURET, GRATIOLET, R. WAGNER, BROCA, GROMIER und auch CUNNINGHAM haben *r* mit dem Sulcus frontalis inferior des Menschen homologisiert. Die Gegner dieser Auffassung haben teils auf jede Homologisierung von *r* Verzicht geleistet (so PANSCH, BISCHOFF, RÜDINGER), teils *r* mit dem S. frontalis superior homologisiert [so SCHWALBE und MINGAZZINI<sup>1)</sup>], teils endlich *r* in dem S. frontalis medius des menschlichen Gehirns wiedererkennen zu können geglaubt (EBERSTALLER, HERVÉ, WALDEYER). Von diesen letzteren Ansichten kann nur die letztgenannte Ansicht ernstlich in Betracht kommen. Wir haben jedoch bereits auseinandergesetzt, zu welch mißlichen Konsequenzen die mit der Homologisierung des S. frontalis medius mit *r* eng zusammenhängende Homologisierung des S. frontalis inferior mit *R* führt. Aber auch hiervon abgesehen erscheint die EBERSTALLER-HERVÉ'sche Ansicht in dieser Form kaum haltbar. Wir können in dieser Beziehung auf die ausführliche Argumentation CUNNINGHAM's<sup>2)</sup> verweisen. Nur möchten wir noch besonders hervorheben, daß auch bei dem erwachsenen Menschen der S. frontalis inferior zuweilen ganz wie bei dem

---

1) Nach diesen Autoren sollte  $r + q_1$  dem S. frontalis superior entsprechen. Vgl. Atti della R. Accad. Med. di Roma, 1888.

2) l. c., p. 286 ff.

Affen an seinem unteren Ende medialwärts abbiegt, um in den sog. Sulcus frontomarginalis überzugehen. Entscheidend scheint uns vor allem die entwicklungsgeschichtliche und phylogenetische Thatsache, daß bei dem Menschen im Lauf der ontogenetischen Entwicklung der Sulcus praecentralis inferior und der Sulcus frontalis inferior im Stirnhirn zuerst und oft im Zusammenhang miteinander auftreten, und daß phylogenetisch zuerst bei den Primaten die Furchen  $q' + q_1 + q_2$  und  $r$  auftreten und zu einander in enger Beziehung stehen. Hiernach erscheint es uns ausgeschlossen,  $r$  einfach mit dem Sulcus frontalis medius zu homologisieren. Ebenso erscheint uns freilich auch die einfache Gleichsetzung mit dem S. frontalis inferior nicht angängig. Um die Homologie völlig klarzustellen, müssen wir nochmals an die Entwicklung der Furche  $r$  bei den Anthropomorphen erinnern. Bei dem Orang hat  $r$  noch meist seine typische Lage, insofern sein hinteres Ende meist unterhalb  $q_1$  liegt; bei dem Chimpansen erfährt dies bereits eine Änderung, insofern  $r$  meist oberhalb  $q_1$  liegt. Daß es sich dabei doch um dieselbe Furche handelt, kann bei der sonstigen fast minutiösen Übereinstimmung des Verlaufs nicht bezweifelt werden. Auch sahen wir, daß gelegentlich  $r$  bei beiden Affen mit zwei Gabelästen  $q_1$  umfaßt,  $r_o$  und  $r_u$ . Weiterhin kann zunächst gar kein Zweifel darüber sein, daß dieser Furche  $r$  des Orang- und Chimpansegehirns wenigstens in ihrem vorderen Abschnitt  $r_v$  eine Furche des menschlichen Gehirns entspricht, welche WERNICKE als Frontomarginalfurche bezeichnet hat und welche in ihrem Verlauf durchaus mit  $r$  in seinem vorderen Abschnitt übereinstimmt<sup>1</sup>). Verfolgt man den Verlauf dieser Frontomarginalfurche nach hinten, so gelangt man in fast horizontaler Richtung nach hinten. Bis zu dem vorderen Ende des sagittalen Schenkels des Sulcus praecentralis inferior reicht die Furche nicht. Bei ausreichender Verlängerung würde sie unter den letzteren zu liegen kommen (wie bei dem Orang). Dieser Frontomarginalfurche nun zieht oft (nicht stets) eine andere Furche bei dem Menschen entgegen, welche oberhalb des sagittalen Schenkels des Sulcus praecentralis inferior beginnt und im Bogen nach vorn und unten verläuft. Die Breite der Übergangswindung, welche die Frontomarginalfurche und diese Furche trennt, schwankt sehr. In ihrem Verlauf stimmt diese zweite Furche ganz mit dem-

---

1) CUNNINGHAM bezeichnet diese Furche mit  $w$ , MARCHAND mit  $f_4$  (schräge Stirnfurche).



jenigen des vorderen, oberhalb  $q_1$  gelegenen Stückes von  $r$  ( $r_o$ ) im Chimpansegehirn überein <sup>1)</sup>).

Fragen wir nun, in welchem Verhältnis diese Furchen, die Frontomarginalfurchen und die soeben beschriebene Bogenfurchen, zu den üblicher Weise unterschiedenen Stirnfurchen stehen! Offenbar decken sich beide mit derjenigen Furche, welche EBERSTALLER neuerdings als *S. frontalis medius* beschrieben hat. Mit diesem bzw. dem *S. frontalis medius* + *frontomarginalis* haben wir sonach  $r$  homolog zu setzen. Bezüglich dieser Homologie stimmen wir sonach mit CHUDZIŃSKI, EBERSTALLER, HERVÉ und WALDEYER, von denen wir vorhin bezüglich der Homologie des *S. frontalis inferior* abwichen, zum Teil überein. Es bliebe nunmehr daher für uns die Frage zu erledigen, welcher Furche des Affengehirns der *Sulcus frontalis inferior* des Menschen entspricht. Wir nehmen an, daß derselbe oft einfach mit dem vorderen d. i. sagittalen Schenkel der Präcentralfurche identisch und sonach  $q_1$  homolog ist. Es ist geradezu befremdend, mit welcher Hartnäckigkeit die meisten Autoren an der Existenz eines einheitlichen, fast das ganze Stirnhirn durchziehenden *S. frontalis inferior* festgehalten haben, obwohl in etwa der Hälfte aller Fälle die Furche durch eine Übergangswindung unterbrochen ist und z. B. CUNNINGHAM bei der Untersuchung von 57 Hemisphären nicht weniger als 14 verschiedene Variationen im Verlauf der Furche gefunden hat. Demgegenüber hat man die Zusammengehörigkeit der unteren Stirnfurche mit der unteren Präcentralfurche gewöhnlich unterschätzt. Bei über einem Drittel aller Hemisphären gehen beide direkt ineinander über, bei einem zweiten Drittel sind sie nur durch eine Tiefenwindung getrennt. Weit wichtiger erscheint uns aber, daß auch die erste Anlage beider Furchen im Embryonalleben sehr oft eine gemeinschaftliche ist. So fand z. B. CUNNINGHAM bei 50 % der von ihm untersuchten ausgetragenen Föten beide Furchen vollständig vereinigt, und derselbe Autor giebt an, daß es dann „oft außerordentlich schwer ist, beide zu unterscheiden“. Auch die Angabe SERNOFF's, daß zuweilen der *S. frontalis inferior* ganz fehle, findet so ihre Erklärung. Wir behaupten nun, daß in denjenigen Fällen, wo der *Sulcus frontalis inferior* einfach als Fortsetzung des sagittalen Astes der unteren Präcentralfurche auf-

---

1) Einen bemerkenswerten Übergang bildet auch das Gehirn des Gorilla: auch hier scheint sich  $r$  oft gabelig vor dem vorderen Ende von  $q_1$  zu teilen, vgl. z. B. MARCHAND, Fig. 39.

tritt, dieser Sulcus frontalis inferior unserem  $q_1$  <sup>1)</sup> oder einem von  $r$  losgelösten und mit  $q_1$  verschmolzenen Stück von  $r$  entspricht. Wo er hingegen getrennt von  $q_1$  und unterhalb  $q_1$  als selbständige Furche auftritt, homologisieren wir ihn mit dem unteren Gabelast  $r_u$  der Furche  $r$  der Anthropoiden bzw. dem hinteren Endstück von  $r$ , soweit dies — wie meistens bei dem Orang — unterhalb  $q_1$  gelegen ist. Wie schon erwähnt, hängt der Sulcus frontalis inferior des Menschen gelegentlich mit dem S. frontomarginalis direkt zusammen, dann entspricht dies genau der gewöhnlichen Furchenlagerung des Orang, der S. frontalis inferior dem Stück  $r_u$  und der S. frontomarginalis dem Stück  $r_v$  der  $r$ -Furche. Öfter fehlt bei dem Menschen eine direkte Verbindung des S. frontalis inferior mit dem S. frontomarginalis. Dies entspricht jenen seltenen Fällen bei den Anthropomorphen, in welchen das untere Stück  $r_u$  sich von dem vorderen Stück  $r_v$  losgelöst hat.

Zusammenfassend können wir sagen:

1) Bei dem Orang ist gewöhnlich nur  $r_v$  und  $r_u$  vorhanden, zuweilen auch  $r_o$ .

2) Bei dem Chimpanse ist gewöhnlich nur  $r_v$  und  $r_o$  vorhanden, zuweilen auch  $r_u$ .

3) Bei dem Menschen entspricht  $r_v$  der Frontomarginalfurche  $r_u$  dem S. frontalis inferior,  $r_o$  dem S. frontalis medius.  $r_o$  ist am konstantesten, meist ist es sowohl von  $r_u$  wie von  $r_o$  durch Übergangswindungen getrennt. Zuweilen fällt  $r_u$  mit  $q_1$ , d. h. mit dem sagittalen Schenkel der unteren Präcentralfurche zusammen.

Mit dieser Auffassung stimmen auch sämtliche embryologische Daten CUNNINGHAM'S gut überein.

Anhangsweise sei noch erwähnt, daß die Furche  $q''$ , welche wir bei dem Orang gelegentlich finden, offenbar dem Sulcus diagonalis des menschlichen Gehirns entspricht. Auch der Ast  $q_3$  findet sich zuweilen bei dem Menschen <sup>2)</sup>.

Die Homologisierung der übrigen Stirnhirnfurchen bietet nunmehr keine Schwierigkeit. Wir stimmen mit den meisten Autoren darin überein, daß unsere Furchen  $Z$ ,  $J$ ,  $H'$  und  $H$  zusammen dem S. frontalis superior entsprechen.  $q_1 + q_2 + q'$  entspricht dem S. praecentralis inferior,  $z$  dem S. praecentralis superior. Die

1) PANSCH hat  $q_1$  völlig mit dem S. front. inf. homologisiert.

2) So deuten wir auch auf Fig. 53 S. 248 des CUNNINGHAM'schen Werkes den Ast  $h$  als  $q_3$  und nehmen an, daß  $q_1$  hier verkümmert bzw. von  $q_2$  losgelöst und mit  $r_u$  ( $= f_2$ ) verschmolzen ist.

einzelnen Abschnitte des S. frontalis superior lassen sich meist auch beim Menschen wiederfinden.  $z$  selbst endet auch beim Menschen fast ausnahmslos hinter  $q_2$ . Wenn CUNNINGHAM beim Menschen öfter das Gegenteil beobachtet haben will, so dürfte dies auf einer Verwechslung von  $q_2$  mit  $q_3$  — wenigstens in vielen Fällen — beruhen (vergl. Anm. 12, S. 110).  $z$  und  $Z$  sind beim Menschen, wie dies auch EBERSTALLER in den Terminis seiner Nomenclatur angiebt, meist entweder völlig verbunden oder nur durch eine schmale Tiefenwindung getrennt. Auch bei dem Chimpansen findet man öfters eine Verschmelzung von  $z$  mit  $Z$ . Die Furche der Medialfläche  $d_5$  schneidet fast stets vor  $z$  ein. Der S. frontalis superior des Menschen ist nur auf einem knappen Viertel aller Hemisphären (nach CUNNINGHAM bei 27,8 %) ununterbrochen. Meist zerfällt er in 2 oder 3 Stücke (nach CUNNINGHAM bei 49,2 bzw. 23 %). Diese entsprechen in der Regel unseren Furchen  $Z$ ,  $H'$  und  $H$ . Oft kommt hierzu noch die Furche  $J$ . BROCA hat außer dem System des Sulcus frontalis sup. zwischen diesem und der Mantelkante bei dem Menschen eine weitere Furche beschrieben. CUNNINGHAM bezeichnet dieselbe als Sulcus frontalis mesialis und behauptet, derselbe finde sich nur bei dem Menschen. Letzterem müssen wir entschieden widersprechen. Auf 2 Hemisphären des Chimpansen fanden wir diese Furche wohl ausgeprägt. Sie liegt hier ebenso wie bei dem Menschen zwischen  $J$  und dem frontalen Schenkel von  $z$ . Vergl. unsere Abbildung der lateralen Konvexität eines Chimpansengehirns Fig. 33. Die von CUNNINGHAM beschriebenen vorderen Teilstücke dieser Furche sind auch bei dem Menschen sehr inkonstant.

Einen besonderen S. praecentralis marginalis bei dem Menschen mit CUNNINGHAM zu unterscheiden, finden wir keine Veranlassung. Bald handelt es sich um einen abgelösten Ast von  $z$ , bald um ein Teilstück des S. frontalis mesialis. Ebenso scheint uns die Aufstellung eines besonderen S. praecentralis medius unzweckmäßig. Bald handelt es sich um ein losgelöstes Stück von  $q_2$ , bald um den früher beschriebenen Ast  $q_3$ .

Die Homologie der Furche  $n$  mit dem Sulcus centralis ist längst festgestellt. Auf die Einzelheiten des Verlaufes bei dem Menschen einzugehen, erscheint uns in Anbetracht der ausführlichen Mitteilung CUNNINGHAM's überflüssig. Wir gehen daher sofort zu den Parietalfurchen über. Unter diesen entspricht  $o$  offenbar dem Sulcus postcentralis superior des Menschen und  $l$

dem S. postcentralis inferior. Wie *o* phylogenetisch später als *l* auftritt, so tritt auch ontogenetisch bei dem Menschen die untere Postcentralfurchung vor der oberen auf. Eine bemerkenswerte Differenz besteht nur insofern, als *o* bei dem Menschen öfter als bei den Anthropoiden mit *l* verschmilzt (nämlich nach CUNNINGHAM bei 71,4 %). Die 3 Strahlen, welche wir bei der Furchung *o* unterschieden haben, finden sich oft auch bei dem Sulcus postcentralis sup. wieder. Ein wesentlicher Unterschied besteht nur insofern, als der zur Mantelkante aufsteigende Strahl von *o* bei den Anthropoiden in der Regel vor dem Einschnitt von  $d_2$  liegt, während der analoge Ast des S. postcentralis superior des Menschen in der Regel hinter  $d_2$  liegt. — Die Furchung *l* verhält sich ganz ähnlich wie bei dem Chimpansen. An ihrem unteren Ende finden wir hinter und oberhalb *M* den Fortsatz *l''* wieder. Diesem entspricht das untere Knie des S. centralis, welches beim Menschen der Sylvischen Furchung viel näher liegt als bei den Anthropoiden. Der Fortsatz *l'* fehlt, auch wenn *o* und *l* nicht verbunden sind, fast nie. Zuweilen endet er gablig. Die Furchung zwischen *l* und *n*, welche wir auf dem Orangehirn abgebildet haben, findet sich meist auch beim Menschen wieder (*V*). — Die Furchung *e* entspricht dem S. interparietalis ECKER's oder dem horizontalen Ast der Interparietalfurchung TURNER's, CUNNINGHAM's u. a. Der Fortsatz *e'* fehlt fast niemals und liegt in der gewöhnlichen Weise vor dem Einschnitt von *k*. Wir bezeichnen ihn bei dem Menschen kurzweg als Processus acuminis intraparietalis. Sehr konstant, wenn auch oft nicht ununterbrochen, ist auch die Furchung *W*. Ihr unteres Ende liegt wie bei dem Schimpanse vor *e'*. Wir schlagen vor, die Furchung *W*, welche man seither zu wenig beachtet hat, als Sulcus parietomarginalis zu bezeichnen. Die Furchung *e* wird durch die Furchung *W* in ihrem vorderen Abschnitt ähnlich wie bei dem Schimpanse etwas eingebuchtet. Unter 63 Hemisphären Erwachsener fand CUNNINGHAM bei 19,1 % *e* mit *l* verbunden und *o* frei, bei 60,3 % *e* mit *l* und *o* verbunden, bei 2 Hemisphären *e* mit *o*, aber nicht mit *l* verbunden. Hiermit stimmen unsere Befunde gut überein. Auch wir nehmen an, daß bei dem Menschen eine Tendenz zur Verschmelzung von *l* mit *o* und zur Trennung der Furchung *e* von *l* hervortritt.

Etwas schwieriger ist die Homologisierung von *m*. Bei dem Menschen finden sich, wenn wir von den üblichen Beschreibungen ausgehen, 2 Furchen, welche als Homologfurchen von *m* in Betracht kommen könnten: erstens der Ramus occipitalis der Fissura

intraparietalis, welcher von anderen auch als Fissura intraoccipitalis bezeichnet wird, und zweitens der Sulcus occipitalis transversus von ECKER. Die meisten Autoren sind jetzt geneigt, unsere Furche *m*, welche oft auch kurzweg als Affenspalte bezeichnet worden ist, mit dem Sulcus occipitalis transversus zu homologisieren. Zuerst haben ECKER und RÜDINGER diese Hypothese aufgestellt. Am bündigsten hat sich in dieser Richtung EBERSTALLER<sup>1)</sup> ausgesprochen. Dieser Anschauung ist neuerdings CUNNINGHAM<sup>2)</sup> mit zahlreichen Gründen entgegengetreten, während MINGAZZINI<sup>3)</sup> die ECKER'sche Anschauung in modifizierter Form wieder aufgenommen hat. Betrachten wir, um zu einer Entscheidung zu gelangen, den R. occipitalis näher, so möchten wir vor allem die wichtige Tatsache feststellen, daß in der Regel der R. occipitalis mit dem sog. R. horizontalis, d. h. *e* nicht oder nur scheinbar verbunden ist. Schon WILDER<sup>4)</sup> hat dies hervorgehoben und daher den R. occipitalis mit einem besonderen Namen („paroccipital fissure“) belegt. Wir haben noch öfter als WILDER und CUNNINGHAM den Ramus occipitalis und den R. horizontalis getrennt gefunden. Auch können wir bestätigen, daß die Trennung rechts erheblich häufiger ist als links. Die Uebergangswindung, welche bei dem Menschen die beiden Rami trennt, liegt nach CUNNINGHAM bei 36,3 % der von ihm untersuchten Hemisphären des Erwachsenen (77) oberflächlich. Eine tiefe Uebergangswindung zwischen beiden fehlt sehr selten. Im weiteren Verlauf des R. occipitalis hat EBERSTALLER noch eine weitere tiefe Uebergangswindung beschrieben. Ferner findet sich zuweilen zwischen dem R. occipitalis und dem S. transversus eine tiefe Uebergangswindung. Auch sind zuweilen der obere und der untere Abschnitt des letzteren nochmals durch eine tiefe Uebergangswindung getrennt. Endlich kommt auch im Verlauf des R. horizontalis eine tiefe Uebergangswindung vor. Über die Häufigkeit aller dieser Uebergangswindungen (mit Ausnahme der erstgenannten) fehlen statistische Untersuchungen uns noch fast vollständig. Der eine von uns ist mit solchen beschäftigt. Erst aus diesen wird sich mit Sicherheit eine angemessene Auffassung der einzelnen Stücke des S. intraparietalis und transversus ableiten lassen. Aus den Resultaten derselben

---

1) Wien. Med. Bltr., 1884.

2) l. c., p. 67 ff. u. 218 ff.

3) Intorno alla morfologia dell' Affenspalte. Anat. Anz., 1893.

4) Journ. of nerv. and, ment. diseases, 1886.

heben wir schon jetzt hervor, daß die übliche Unterscheidung dreier Hauptfurchenstücke (*R. horizontalis*, *R. occipitalis* und *S. transversus*) den thatsächlichen Verhältnissen nicht ganz gerecht wird, und daß man mit der Bezeichnung *S. transversus* öfters ganz verschiedene Furchen belegt hat. Die entwicklungsgeschichtlichen Feststellungen sind aus vielen Gründen hier nicht maßgebend. Wir wissen z. B., daß Furchen, deren Individualität bei dem Erwachsenen zweifellos ist, im Embryonalleben öfter aus 2 völlig getrennten Stücken entstehen (z. B. die Centralfurche). Endlich ergibt sich gerade aus den Untersuchungen CUNNINGHAM's, daß im Lauf des Embryonallebens die Furchen ganz auffällige Lageveränderungen erfahren und daß ihre Deutung daher oft sehr schwierig ist. Wir halten daher auch die Argumente, welche CUNNINGHAM gegen eine Homologisierung des *S. transversus* mit *m* vorgebracht hat, nicht für ausschlaggebend. Auch wenn die *Fissura perpendicularis ext.* des Embryonallebens der Affenspalte *m* entspricht, ist doch nicht ausgeschlossen, daß nach dem Verschwinden der ersteren (im 7. Monat) als definitive Furche der *S. transversus* *m* homolog ist. Ähnlich hat sich auch MINGAZZINI ausgesprochen. Es genüge an dieser Stelle — vorbehaltlich der erwähnten ausführlichen Mitteilung — die Bemerkung, daß hinter der *F. parieto-occipitalis* eine Furche bei dem Menschen sehr konstant vorkommt, welche oft, aber nicht stets mit dem *Sulcus transversus* der Autoren identisch ist, und welche in allen wesentlichen Punkten *m* entspricht. Diese Furche endet an der Mantelkante meist mit 2 Gabelästen, wie wir sie gelegentlich auch bei den Affen gefunden haben. *e* senkt sich bald in diese Furche mit ihrem unteren Endast ein, bald teilt es die Furche in einen oberen und unteren Abschnitt. Der untere Abschnitt läßt sich abwärts meist bis in die Gegend der Furche *b* verfolgen. Zuweilen verschmilzt er scheinbar mit ihr. Öfter bleibt eine Übergangswindung bestehen. In letzterem Falle ist meist der aufsteigende Ast der Furche *b* deutlich erkennbar und zwar in seiner typischen Lage zwischen *a* und *m*, d. h. eben dem unteren Abschnitt derjenigen Furche, welche nach unserer Auffassung *m* homolog ist. Die enorme Variabilität der Scheitelfurche ist mit diesen wenigen Angaben selbstverständlich nicht erschöpft. Wir beschränken uns jedoch hier auf einzelne kurze ergänzende Bemerkungen. Zunächst bedarf die „vordere Occipitalfurche“ WERNICKE's, welche dieser Autor mit *m* homologisiert, noch der Erwähnung. Wir glauben nicht, daß diese Furche bei dem Menschen eine scharf definierte Individualfurche

ist. Bald handelt es sich um den aufsteigenden Ast von *b*, bald um einen absteigenden Nebenast von *e*. MEYNERT<sup>1)</sup> hat einen vor der Fiss. parieto-occipitalis des Menschen gelegenen Sulcus occipitalis externus als Homologon der Affenspalte beschrieben, und MENDEL<sup>2)</sup> hat auf Grund einer sagittalen Schnittreihe durch das Gehirn von *Cynocephalus sphinx* diese Furche nebst dem lateralen Teil der Fissura parieto-occipitalis selbst mit der Affenspalte homologisiert<sup>3)</sup>. Wir halten seine Beweisführung nicht für stichhaltig. Auf Fig. 3 ist wahrscheinlich *Z* die Affenspalte, d. h. *m*. Auf Fig. 4 ist *O* offenbar als *e*-Furche aufzufassen; ob die Furche *PO* der Fig. 4 noch der in die Furche *m* versenkten Furche *k* entspricht oder vielmehr bereits ausschließlich *m*, können wir nicht angeben, da Maßbezeichnungen (in Millimetern) fehlen. Seit den neueren Untersuchungen über die Furchen der Anthropoiden kann ohnehin darüber kein Zweifel sein, daß *k* und *m* bei dem Menschen völlig zu trennen sind und daß *m*, das Homologon der Affenspalte, beim Menschen hinter *k* liegen muß. Schon hier möchten wir bemerken, daß die Furche *E* der Fig. 1 MENDEL's in ganz typischer Weise der Furche *u* des Affengehirns entspricht, wie überhaupt das von MENDEL beschriebene Gehirn für die Homologienfrage von großem Interesse ist.

Wir resumieren unsere Auffassung in folgenden Sätzen:

- 1) Die übliche Unterscheidung eines R. horizontalis, eines R. occipitalis (sc. Fissurae intraparietalis) und eines Sulcus transversus ist vielen Bedenken unterworfen. Insbesondere ist die letztere Bezeichnung ganz verschiedenen Furchen gegeben worden.
- 2) Der R. horizontalis entspricht im wesentlichen dem Hauptstück von *e*. Der R. occipitalis stellt meist den unteren Endast von *e* dar. Der S. transversus entspricht meist *m*. Mangels präciser Definition des R. occipitalis und des S. transversus sind oft Furchen so bezeichnet worden, welche *e* bzw. *m* nicht entsprechen.

Im Occipitallappen des Menschen ist die Variabilität des Furchenverlaufs fast noch größer als im Parietallappen; die Vorarbeiten sind sehr spärlich. In manchen Fällen läßt sich *u* sofort wiederfinden, bald in seinem oberen, bald im unteren Ab-

1) Arch. f. Psychiatrie, Bd. VII, Fig. 14.

2) Neurol. Centralbl., 1883, Nr. 10.

3) GIACOMINI, Arch. ital. de biol., 1882, hat die Affenspalte lediglich als Ausdehnung der F. parieto-occip. über die Konvexität betrachtet.

schnitt. Häufiger ist die Furchenanordnung bei dem Menschen mehr sagittal gerichtet. Wir erwähnten bereits bei den Anthropoiden, daß  $u$  an seinem oberen Ende gelegentlich einen sagittalen Schenkel abgibt, welcher unterhalb  $c_2$  einschneidet. Bei dem Menschen scheint sich dieser speziell weiter entwickelt zu haben. Wenigstens liegt diese Deutung für die Furche, welche bei dem Menschen häufig der medialen Mantelkante parallel zieht, sehr nahe.

Die Furche  $x$  findet ihr Homologon bald in dem Sulcus occipitalis longitudinalis medius, bald im Sulcus longitudinalis inferior der Autoren. Man wird an dieser doppelten Homologisierung kaum Anstoß nehmen dürfen, da die beiden bei dem Menschen unterschiedenen Furchen in der That fast nur auf dem Papier, d. h. in den für den Unterricht berechneten schematischen Abbildungen in dieser Einfachheit existieren. Auch hierauf wird an anderer Stelle zurückgekommen werden. Häufig entspricht auch der S. longitudinalis occipitalis inferior unserer Furche  $b'$ .

Im Temporallappen ist die Homologie der Furche  $a$  mit der sog. Parallelfurche ohne weiteres gegeben. Außer dieser letzteren unterscheidet die Schulanatomie meist noch:

- 1) den Sulcus temporalis medius,
- 2) den Sulcus temporalis inferior.

Beide sind sehr wenig konstant. Namentlich gilt dies nach SCHWALBE von der mittleren Schläfenfurche. Unsere Untersuchungen ergeben folgendes: Die Furchen  $b$ ,  $b'$  und  $i$  finden sich regelmäßig wieder.  $i$  ist auch bei dem Menschen in ähnlicher Weise, wie wir es durchweg bei den Affen fanden, in einzelne Stücke aufgelöst und entspricht dem S. temporalis medius<sup>1)</sup>.  $i_3$  verschmilzt oft mit  $b$ . Der aufsteigende Ast von  $b$  löst sich zuweilen von  $b$  ab. Er ist meist mit der „vorderen Occipitalfurche“ WERNICKE's identisch; zuweilen ist allerdings auch letztere Bezeichnung fälschlich auf ganz andere Furchen angewandt worden. Die Furche, welche WERNICKE — allerdings ohne ausreichend scharfe Definition — als „untere Occipitalfurche“ bezeichnet hat, deckt sich im wesentlichen mit unserer Furche  $b$  einschließlich der hinteren Nebenfurchen  $b'_1$  und  $b'_2$ . Der Sulcus praeoccipitalis MEYNERT's entspricht dem auf die Basal-

---

1) Wir halten die Bezeichnung S. temporalis inferior für richtiger, da der S. temporalis inferior der Autoren gar nicht zum System der Temporalfurchen, sondern zum System der Furche  $f$  gehört.



fläche hinüberraagenden bzw. dort entspringenden Stiel der Furche *b*. Damit deckt sich ferner auch die *Incisura praeoccipitalis* SCHWALBE's.

Auf der hinteren Basalfläche, deren Besprechung wir aus leicht ersichtlichen Gründen sofort anschließen, ist die Furche *y* bei dem Menschen in Gestalt der sog. *Incisura temporalis* (SCHWALBE) wiederzufinden. Ebenso kann über die Homologie der Furche *f* mit der sog. Kollateralfurche des Menschen kein Zweifel sein. Da *i*<sub>1</sub>, *i*<sub>2</sub>, *i*<sub>3</sub> und *b* im Vorigen bereits bestimmt worden sind, so liegt es offenbar am nächsten, den *S. temporalis inferior* der Autoren<sup>1)</sup>, welcher zwischen *i* und *f* gelegen ist, mit der Furche *f'* des Orangehirns, welche ganz ebenso zwischen *i* und *f* liegt, zu homologisieren. Eine genauere Betrachtung ergibt in der That auch, daß diese nächstliegende Homologie die richtige ist. Die Furchung des Orangehirns in dieser Gegend stimmt mit derjenigen des Menschengehirns mitunter ganz auffällig überein. Speziell sind auch die Lagebeziehungen des sog. *S. temporalis inferior* zu *b* und *y* dieselben wie diejenigen von *f'* zu diesen beiden Furchen. Die Variabilität der Furchen auf der ganzen Basalfläche ist ebenso groß wie bei den Anthropoiden. So ist *x* auf der Basal- bzw. Medialfläche bald nur angedeutet, bald als tiefe Furche in der typischen Lage nachweisbar. Bald existiert eine selbständige Furche *b'*, bald nicht. Gelegentlich finden sich Verbindungen von *b* und *b'* mit *f*. Der Fortsatz *f'* fehlt selten vollständig. Desgleichen vermißt man selten die Furche *D*. Auch Unterbrechungen von *f* sind nicht selten.

Die Furche *c* entspricht der *F. calcarina*. Bekanntlich ist letztere bei dem Menschen meist auf die Medialfläche beschränkt. Die gablige Teilung am hinteren Ende fehlt öfter als bei den Anthropoiden. Unter den Sekundärfurchen, welche vor der *F. calcarina* im Cuneus auftreten, ist die Identifizierung der Furche *B* oft nicht möglich. Genauere Besprechung bedarf das Verhältnis von *k* bzw. *w*, d. i. der *Fissura parieto-occipitalis* zu *c*, d. i. der *Fissura calcarina*. Bekanntlich sind bei dem Menschen *w* und *c* — wenigstens scheinbar — an ihrem vorderen Ende zu einem gemeinsamen Stiel vereinigt. Die genauere Untersuchung ergibt nach CUNNINGHAM folgende tiefe Übergangswindungen:

1) Einer von uns hat denselben aus dem in der vorigen Anmerkung hervorgehobenen Grunde als *S. temporalis infimus* zu bezeichnen vorgeschlagen. Oft wird er auch als *S. occipitotemporalis lateralis* bezeichnet.

1) den Gyrus intercuneatus im Verlauf von *w*; derselbe findet sich bei 53 %;

2) den Gyrus cunei; er trennt *w* von dem sog. Stiel; derselbe findet sich bei 97 %;

3) den Gyrus cuneolingualis anterior, welcher *c* von dem sog. Stiel trennt; er findet sich bei 92 %;

4) den Gyrus cuneolingualis posterior, welcher *c* vor seiner Gabelung unterbricht; er findet sich bei 90 % und liegt nicht selten sogar oberflächlich (bei 31,5 %).

CUNNINGHAM hat nun weiterhin die Ansicht ausgesprochen, daß die Furche *c* des Affengehirns nur dem sog. Stiel des Menschen homolog sei, und daß die *F. calcarina s. str.* des erwachsenen Menschen (the posterior calcarine sulcus) eine spätere Sekundärfurche ist, für welche bei den Affen eine Homologfurche fehlt. Er stützt sich hierbei namentlich auf die Thatsache, daß *c* bei den Affen in der Regel etwas vor dem Occipitalpol die Mantelkante erreicht und durchweg sehr tief ist, während die *Fissura calcarina s. str.* des Menschen erheblich seichter ist und genau zum Occipitalpol zieht. Beide Thatsachen sind ohne Zweifel richtig, aber sie erscheinen uns nicht erheblich genug, um eine so gezwungene Annahme wie die CUNNINGHAM'sche zu rechtfertigen. Entscheidend erscheint uns hingegen namentlich die Beziehung zum Ventrikel, und bezüglich dieser müssen wir bestreiten, daß die *F. calcarina posterior* CUNNINGHAM's keine Hervorbuchtung im Ventrikel hervorbringt; sie stellt sich nur später ein als diejenige, welche der Stiel hervorbringt. Wir betrachten sonach als Eigentümlichkeiten der menschlichen *Fissura calcarina* nur folgende:

1) Sie erreicht die Mantelkante sehr selten.

2) Ab und zu fehlt ein Gabelast.

3) In den Gyrus fornicatus schneidet *c* nur wenig ein, namentlich weniger als bei dem Orang.

4) Meist finden sich zwei Übergangswindungen; die vordere trennt den sog. Stiel, die hintere die Endgabel ab.

5) Das vordere Ende verschmilzt — jedoch meist nur scheinbar — mit *w*.

Den Gyrus intercuneatus im Verlauf von *w* sind wir geneigt ähnlich zu deuten, wie wir es bereits für den Orang (S. 88) ausgeführt haben, also anzunehmen, daß das unterhalb des Gyrus intercuneatus gelegene Stück als Homologon der Furche *G* aufzufassen ist. Auffällig bleibt dabei allerdings, daß auch die erste

Anlage der Fissura parieto-occipitalis stets eine einheitliche ist. Auch CUNNINGHAM hat die Ontogenese des Gyrus intercuneatus nicht aufzuklären vermocht <sup>1)</sup>).

Die Äste  $w_1$ ,  $w_2$  und  $w'$  sind bei dem Menschen nur selten wiederzufinden. Am häufigsten scheint nach unseren Untersuchungen sich noch  $w'$  zu finden.

In den vorderen und mittleren Abschnitten der Medialfläche entspricht  $K$  offenbar dem S. subparietalis BROCA's. Eine hintere Fortsetzung der  $d$ -Furche über den Abgang von  $d_2$  hinaus fehlt oft. Oft verschmelzen auch  $d_1$  und  $K$  scheinbar. Die übrigen Homologien sind ohne weiteres gegeben.  $d$  entspricht dem S. calloso-marginalis,  $d_2$  dem aufsteigenden Ast dieser Furche. Daß  $d_2$  bei dem Menschen meist vor  $o$  einschneidet, wurde schon erwähnt.  $d_5$  entspricht dem S. paracentralis SCHWALBE's.  $d_3$  läßt sich bis unter das Rostrum verfolgen. Unterhalb  $d_2$  findet man im Stirnlappen bei dem Menschen gewöhnlich noch zwei Furchen, eine längere, das Knie des Balkens fast ganz umkreisende innere und eine kürzere, mehr horizontal verlaufende äußere. Letztere entspricht nicht etwa  $L$ , sondern  $C$ , wie namentlich aus der Lagebeziehung zu  $r$  hervorgeht. Die erste der zwei eben genannten Furchen, also die zwischen  $d$  bzw.  $d_3$  und  $l$  gelegene, halten wir für  $d_4$ , welches sich von  $d$  losgelöst hat und selbständig zu mächtiger Entwicklung gelangt ist. Vorbereitet finden wir diese eigenartige Weiterentwicklung bereits bei dem Chimpansen (vgl. S. 100).  $L$  selbst ist zuweilen als dritte Furche zu finden.

Am Schluß unserer Untersuchungen angelangt, stellen wir nochmals alle besprochenen Furchen zusammen. In der ersten Kolonne ist unsere Buchstabenbezeichnung, in der zweiten die Homologfurche des menschlichen Gehirns, in der dritten die Tiergattung angegeben, bei welcher im Verlauf unserer Untersuchung die Furche zuerst erwähnt wurde. Wo eine mit besonderem Namen bezeichnete Homologfurche im menschlichen Gehirn fehlt, haben wir kurz die Lage zu Nachbarfurchen angegeben.

$a$	Sulcus temporalis superior, Par- allelfurche	Midas (S. 4).
$a_1$	Vorderer Endast von $a$	} Cynocephalus (S. 38).
$a_2$	Hinterer Endast von $a$	
$a_3$	Absteigender Endast von $a$	

1) l. c., p. 53.

<i>b</i>	Sulcus occipitalis inferior	Brachyurus (S. 7).
<i>b'</i> (S. 30)	Sulcus occipitalis anterior	Ateles.
<i>b'</i> (S. 80)	Sulcus occipitalis longitudinalis inferior	Orang.
<i>c</i>	Fissura calcarina	Midas (S. 4).
<i>c</i> <sub>1</sub>	Vorderer Endast	} Brachyurus (S. 10).
<i>c</i> <sub>2</sub>	Hinterer Endast	
<i>d</i>	Sulcus callosomarginalis	Midas (S. 5).
<i>d</i> <sub>1</sub>	Horizontaler Ast	} Midas (S. 5).
<i>d</i> <sub>2</sub>	Hinterer aufsteigender Ast	
<i>d</i> <sub>3</sub>	Vorderer absteigender Ast	Pithecia (S. 15).
<i>d</i> <sub>4</sub>	Vorderer aufsteigender Ast	"
<i>d</i> <sub>5</sub>	Sulcus paracentralis	Orang (S. 88).
<i>e</i>	Sulcus intraparietalis	Hapale (S. 5).
<i>e'</i>	Spitzenfortsatz von <i>e</i> vor <i>k</i>	Pithecia (S. 13).
<i>e''</i>	" " <i>e</i> hinter <i>k</i>	Ateles (S. 30).
<i>e'''</i>	Zweigfurche von <i>e</i> zwischen <i>a</i> und <i>S</i>	Lagothrix (S. 33).
<i>f</i>	Sulcus collateralis s. occipitotemporalis medialis	Midas (S. 4).
<i>f'</i>	Aufsteigender Ast von <i>f</i>	Lagothrix (S. 34).
<i>f''</i>	Parallelfurche lateralwärts von <i>f</i> = Sulcus temporalis infimus (ZIEHEN) = Sulcus occipitotemporalis lateralis s. temporalis inferior autt.	Orang (S. 89).
<i>g</i>	Sulcus orbitalis medialis	Hapale (S. 6).
<i>h</i>	Sulcus orbitalis lateralis	"
<i>i</i>	Sulcus temporalis inferior (ZIEHEN) = Sulcus temporalis medius autt.	Brachyurus (S. 8).
<i>k</i>	F. parieto-occipitalis, lateraler Abschnitt	"
<i>l</i>	S. postcentralis inferior = aufsteigender Schenkel der Intraparietalfurche	"
<i>l'</i>	Spitzenfortsatz von <i>l</i>	Hylobates (S. 68).
<i>l''</i>	Ast von <i>l</i> zu <i>n</i>	Orang (S. 81).
<i>m</i>	S. intraoccipitalis, öfter S. occipitalis transversus	Brachyurus (S. 8).
<i>m'</i>	Vorderer Spitzenfortsatz von <i>m</i>	Pithecia (S. 13).
<i>m''</i>	Hinterer (unterer) " " <i>m</i>	Ateles (S. 30).

$n$	S. centralis	Brachyurus (S. 8).
$o$	S. postcentralis	„ (S. 9).
$p$	Zwischen $a$ und $e$	Orang (S. 82).
$q = q_1 + q_2$	Horizontaler und oberer Ast des S. praecentralis inf. <sup>1)</sup>	Brachyurus (S. 9, 26).
$q'$	Unterer Ast des S. praecentralis inf.	Nyctipithecus (S. 17).
$q''$	Parallelfurche vor $q'$	Orang (S. 85).
$r = r_v$ $+ r_o + r_u$	S. frontomarginalis + S. frontalis medius (zuweilen + S. frontalis inferior)	Brachyurus (S. 9, 108).
$s$	Zwischen $D$ bzw. $f$ und der Fiss. hippocampi	Cercocebus (S. 59).
$t$	S. orbitalis transversus	Brachyurus (S. 9).
$u$	Vordere Frontalfurche des Occipitallappens <sup>2)</sup>	„ (S. 9).
$w$	F. parieto - occipitalis, medialer Abschnitt	„ (S. 10).
$w_1, w_2$	Untere Gabeläste	Cynocephalus (S. 44).
$w'$	Obere Zweigfurche	Troglodytes (S. 100)
$x$	Horizontale Furche des Occipitallappens	Brachyurus (S. 9).
$x'$	Parallelfurche zu $x$	Troglodytes (S. 101).
$y$	F. rhinalis posterior	Hapale (S. 6).
$z$	S. praecentralis superior <sup>3)</sup>	Brachyurus (S. 9).
$A$	Zwischenfurche zwischen $f$ und $y$	Macacus (S. 51).
$B$	Furche zwischen $k$ und $c_1$	Brachyurus (S. 9).
$B'$	Furche im Cuneus (S. cunei)	Hylobates (S. 75).
$C$	S. rostralis	Pithecia (S. 15).
$D$	Furche zwischen $c$ und $f$	„ (S. 15).
$E$	Ram. perpendicularis F. Sylvii	Semnopithecus (S. 53 u. 61).
$F$	Nebenfurche zu $x$	Pithecia (S. 14).
$G$	Bogenfurche am unt. Ende von $w$	Cebus (S. 24).

 1)  $q_3$  s. S. 83.

 2)  $u'$  s. S. 41.

 3)  $z_1$  und  $z_2$  s. S. 14.

<i>H</i>	Vorderster frontaler Ast der oberen Stirnfurche	Pithecia	} S. frontalis sup. (S. 13, 43 u. 84, Anm). (S. 30.)
<i>H'</i>	Vorderer sagittaler Ast ibid.	Cynocephalus	
<i>J</i>	Mittlerer frontaler Ast ibid.	Ateles	} (S. 15).
<i>K</i>	S. subparietalis	Pithecia	
<i>L</i>	Furche unterhalb des S. rostralis	Orang	(S. 88).
<i>M</i>	S. subcentralis posterior	Cynocephalus	(S. 37).
<i>M'</i>	Parallelfurche zu <i>M</i>	Troglodytes	(S. 94).
<i>N</i>	S. subcentralis anterior	Cynocephalus	(S. 38, 43).
<i>O</i>	Furche zwischen <i>l</i> und <i>S</i>	Cynocephalus	(S. 39).
<i>P</i>	„ „ <i>b</i> und <i>u</i>	„	(S. 41).
<i>Q</i>	„ unterhalb <i>x</i>	„	(S. 41).
<i>R</i>	S. fronto-orbitalis (nobis)	Pithecia	(S. 14).
<i>S</i>	F. Sylvii	Midas	(S. 2).
<i>V</i>	Furche zwischen <i>n</i> und <i>l</i>	Orang	(S. 82).
<i>W</i> ( <i>W</i> <sub>1</sub> , <i>W</i> <sub>2</sub> )	„ „ <i>o</i> und <i>k</i>	Hylobates	(S. 67, 82).
<i>X</i>	„ „ <i>g</i> und <i>h</i>	Troglodytes	(S. 99).
<i>Z</i> ( <i>Z</i> <sub>1</sub> , <i>Z</i> <sub>2</sub> , <i>Z'</i> )	S. frontalis superior	Orang	(S. 83).

# Beiträge zur Phylogenie der Arachniden.

## Über die Stellung der Acarinen. Die sog. Malpighi'schen Gefäße und die Atmungsorgane der Arachniden.

Von

**Julius Wagner.**

(Aus dem Zootomischen Laboratorium der Kaiserlichen Universität zu St. Petersburg.)

---

Die MALPIGHI'schen Gefäße und die Atmungsorgane der Arachniden haben die Aufmerksamkeit sämtlicher Beobachter, die sich mit dem Verhältnis der Arachniden zu den übrigen Gruppen der Arthropoden beschäftigten, in Anspruch genommen. Aus diesem Grunde habe ich beim Studium der Entwicklung von *Ixodes* auf die Entwicklung der MALPIGHI'schen Gefäße meine besondere Aufmerksamkeit gewandt und bin zu der Überzeugung gekommen, daß sie bei den Acarinen, wie ich das in meiner russischen Arbeit dargelegt habe (Nr. 66, p. 89), entschieden endodermalen Ursprungs sind und erst sekundär mit dem Rectum verschmelzen.

Ebenso unterwarf ich die Entwicklung der Tracheen einer genauen Untersuchung und kann jetzt behaupten, daß bei *Ixodes* in keinem Stadium der embryonalen Entwicklung eine Bildung zu finden ist, welche man für die Anlage dieser Atmungsorgane halten kann, und daß in Wirklichkeit die Acarinenlarven keine Tracheen haben. Wenn man an der bekannten Ansicht über das Verhältnis der Arachniden zu *Limulus* festhält, so muß man unbedingt zugeben, daß der gemeinsame Stammvater der Arachni-

den keine Tracheen, deren Stigmen sich auf dem Cephalothorax befanden, hatte, und man kann deshalb glauben, daß die Larven der Acarinen in dieser Beziehung den Stammformen näher stehen als die erwachsenen Tiere. Es giebt jedoch, wie bekannt, eine ganze Reihe von Formen, welche auch im ausgewachsenen Zustande keine Tracheen besitzen (*Acara atracheata* VON KRAMER, Nr. 37, p. 218); doch kann man diese Formen nicht für die ursprünglicheren halten, weil die Mehrzahl der hierher gehörigen (die Familie der Tyroglyphidae ausgenommen) Parasiten sind. In der That hat der Parasitismus vor allem auf die Körpergröße der Acarinen eingewirkt: alle *Acarina atracheata* sind sehr klein und werden nur ausnahmsweise 1 mm groß<sup>1)</sup>. Die unbedeutende Größe dieser Acarinen veranlaßte aller Wahrscheinlichkeit nach das Fehlen der Tracheen. Bei den Acarinenlarven finden sich dieselben Bedingungen, und man ist versucht, vorauszusetzen, daß bei den Acarinen die Bildung der Tracheen cänogenetisch in die postembryonale Periode versetzt worden ist, während ursprünglich die Acarinen auch im ersten Larvenstadium Tracheen besaßen. In Anbetracht noch anderer Hinweise auf den sekundären Charakter der Acarinenlarven scheint mir eine solche Voraussetzung glaubwürdiger als die erstere.

Wenn man auf die Verwandtschaft zwischen den Arachniden und *Limulus* hindeuten will, geht man unter anderem von dem Vergleich der Lungen des Skorpions und der Kiemenfüße des *Limulus* aus und gründet seine Ansicht auf Beobachtungen über die Entwicklung der Lungen des Skorpions und der Araneen; die große Ähnlichkeit im Bau der Kiemen des *Limulus* und der Lungen des Skorpions ist von MAC-LEOD (Nr. 42 b) bewiesen worden, auf die Verschiedenheit in der Entwicklung der Araneenlungen und der typischen Tracheen hat BERTEAUX (Nr. 8) hingedeutet. Durch eine weitere Modifikation der Lungensäcke entstehen bei den Araneen die Tracheen. Während eine solche Erklärung der Entstehung der Tracheen für gewisse Arachnidenordnungen zutreffend ist, ist das bei den Tracheen der Acarinen (teilweise auch der Solifugen), deren Stigmen sich am Cephalothorax befinden, nicht der Fall (die Lage der Stigmen ist bei den

---

1) Eine interessante Ausnahme bildet z. B. *Tyroglyphus mycophagus* MÉG., dessen Weibchen nach MÉGNIN 1—1,25 mm groß werden, nach MONIEZ (Nr. 47, p. 590—591) aber unter günstigen Lebensverhältnissen eine Größe von über 2 mm erreichen und dann die Fähigkeit besitzen, lebendige Junge zu gebären.



Ixodiden ziemlich schwer zu bestimmen; doch halte ich es für glaubwürdig, daß diese Familie keine Ausnahme von der allgemeinen Regel bildet). Die Tracheen der Acarinen haben sich freilich nicht durch die Metamorphose irgend welcher Extremitäten entwickelt, doch drängt sich bei Betrachtungen über die Entstehung derselben vor allem die Frage auf, ob die cephalothorakalen Tracheen dem gemeinsamen Stammvater der Arachniden eigen waren, oder ob sie sich selbständig in der Klasse der Arachniden entwickelt haben? Die Lösung der Frage ist vom theoretischen Standpunkte höchst interessant, da der Umstand, daß die Tracheen, wenn auch nur bei einem Teil der Arachniden, in einigen Segmenten selbständig entstehen und nicht vom gemeinsamen Stammvater der ganzen Klasse ererbt worden sind, ein wichtiges, wenn auch negatives Argument gegen die Zusammenstellung der Arachniden mit den übrigen Tracheaten bildet. Denn hiermit wäre zugestanden worden, daß ein charakteristisches Merkmal sämtlicher Tracheata, welches nach KENNEL (Nr. 24) genügend ist, um die gemeinsame Abstammung irgendwelcher zwei Arthropodengruppen zu beweisen, selbständig entstehen kann. Meiner Meinung nach können wir bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse über die Entwicklung der Arachniden und über den Bau der einfachsten derselben auf diese Frage ziemlich bestimmt antworten: der Stammvater der Arachniden hatte keine Tracheen am Cephalothorax. Sämtliche Fakta sprechen dafür, daß der Skorpion die älteste, den Ahnen der Arachniden am nächsten stehende Form ist, und dennoch finden wir weder in seinem Bau noch in seiner Ontogenese den geringsten Hinweis darauf, daß er je Tracheen, welche am Cephalothorax einmündeten, gehabt hätte. Zweitens finden wir bei der etwas abweichenden Ordnung, den Solifugen, cephalothorakale Stigmen, obgleich sich hier auch noch abdominale finden; drittens haben die vom Urtypus in ihrer Organisation am weitesten abweichenden Acarinen schon gar keine abdominalen Stigmen mehr. Hieraus kann man zwei Schlüsse ziehen: 1) Die röhrenförmigen Tracheen der Arachniden, deren Stigmen sich am Cephalothorax befinden, sind den Tracheen der übrigen Tracheata nicht direkt homolog, da sie sich nach der Abzweigung der Arachniden entwickelt haben; 2) das Auftreten der Stigmen am Cephalothorax hängt mit dem Verschwinden derselben am Abdomen zusammen. Dieses letztere läßt sich vielleicht durch die bedeutende Entwicklung der Muskeln im Cephalothorax dieser Formen erklären: einerseits

findet bei erhöhter Muskelthätigkeit eine bedeutende Zerstörung organischer Substanz statt, andererseits fördert die Muskelkontraktion die Luftventilation in den Tracheen (vgl. KENNEL, Nr. 24, p. 30, über die Bedeutung der Lage der Stigmen neben den Extremitäten); außerdem hat die relativ schwache Entwicklung des Abdomens, welches bei den Acarinen stark reduziert ist, das Verschwinden der Stigmen an demselben zur Folge gehabt; die Lage der Stigmen läßt sich durch den Charakter oder den Grad der Entwicklung der entsprechenden Körpersegmente erklären.

Wenn die cephalothorakalen Tracheen bei schon ziemlich entwickelten Arthropoden, den Arachniden, aufgetreten sind, so entsteht die zweite Frage: aus welchen Organen und auf welche Weise konnten sie sich entwickeln? KENNEL meint (Nr. 25 und 24, p. 25), daß die Tracheen von *Peripatus* und also auch der höheren Tracheata von einzelligen (Schleim absondernden) Hautdrüsen annellidenförmiger Ahnen des *Peripatus* abgeleitet werden können; diese Ansicht ist bereits von MOSELEY (Nr. 49) geäußert worden und harmoniert sowohl mit dem Umstand, daß die Stigmen bei *Peripatus Edwardsii* BLANCH. über den ganzen Körper zerstreut sind, als auch mit dem Bau der Tracheen der Onychophora und wird deshalb in letzter Zeit allgemein anerkannt (vgl. das Lehrbuch von LANG, Nr. 38, p. 451). Auf eben dieselbe Weise können wir uns die Entstehung der Tracheen am Cephalothorax der Arachniden erklären: sie entwickeln sich gleichfalls aus einzelligen Hautdrüsen, welche von denselben annellidenartigen Ahnen sämtlicher Tracheata ererbt worden sind, was die scheinbare Ähnlichkeit in der Struktur der Tracheen der Arachniden und der übrigen Tracheata erklärt. Wir finden auch gegenwärtig noch bei den im Wasser lebenden Arachniden eine große Anzahl hypodermaler Drüsen, welche gewöhnlich in Poren an der Basis der Borsten münden; diese Drüsen sind bei den Wassermilben entwickelt und wurden von den früheren Beobachtern (DUJARDIN) für Säckchen, welche zur Atmung dienen, gehalten. Ungefähr dieselbe Ansicht ist, wie CRONEBERG (Nr. 11, p. 8) angiebt, von CLAUS in seinem Lehrbuch geäußert worden, vielleicht hat gerade dieser letzte Umstand die Äußerung von LANG (Nr. 38, p. 550), daß „man bei einigen Acarinen mit Öffnungen der äußeren Chitinhaut in Verbindung stehende kurze Röhren oder Taschen als Rudimente von Tracheen gedeutet hat“, hervorgerufen. Der Drüsencharakter dieser Gebilde unterliegt nach den Arbeiten und Hinweisen von CLAPARÈDE (Nr. 10, p. 463), CRONEBERG (Nr. 11,

p. 8), KOENIKE (Nr. 30, p. 357), SCHAUB (Nr. 56, p. 110—111) und Anderen keinem Zweifel. Die Bestimmung dieser Drüsen besteht nach der Mehrzahl der Angaben darin, daß sie durch ihr Sekret die Haut der Wassermilben beim Verlassen des Wassers vor dem Austrocknen schützen (vgl. die Funktion der „Öldrüsen“ der Käsemilben nach NALEPA, Nr. 50, p. 205). Bei Eylaïs besteht nach CRONEBERG der Ausführungsgang der Drüsen aus zwei Abschnitten: einem peripherischen, stärker chitinierten und einem schmäleren und blasserem inneren, welchen CRONEBERG „inmitten der ihn umgebenden Tracheen und hypodermalen Zellen niemals bis zu Ende zu verfolgen vermochte“. Bei dieser Beschreibung drängt sich unwillkürlich der Vergleich mit der von KENNEL gegebenen Beschreibung der Tracheen bei *Peripatus* auf: die Wände des Tracheenstammes sind mit einer deutlich wahrnehmbaren Chitinschicht ausgekleidet, die Wandungen der eigentlichen Tracheenröhrchen aber sind sehr zart, inmitten der sie umgebenden Gewebe kaum zu unterscheiden und aller Wahrscheinlichkeit nach nicht aus Chitin bestehend, da sie in kalter Kalilauge leicht löslich sind. Es kann noch darauf hingewiesen werden, daß nach CRONEBERG (l. c.) der Ausführungsgang der Hautdrüsen von Eylaïs und anderen Hydrachniden, welche sich am Cephalothorax „vor und hinter dem ersten Gliede des vierten Beinpaares befinden, in der That ein wenig an den Tracheenstamm erinnern“, nach FÜRSTENBERG (Nr. 16, p. 192) aber die „Öldrüsen“, welche zweifellos Homologa der Hautdrüsen der Wassermilben und anderer Milben sind, sich mit Luft anfüllen können. Die Hautdrüsen der Milben sind selbstverständlich sekundäre Bildungen, und nicht von ihnen ist die Entwicklung der uns interessierenden Tracheen der Arachniden ausgegangen, doch ist es ganz natürlich, nach Analogie mit den Acarinen vorauszusetzen, daß auch die im Wasser lebenden Ahnen der Arachniden, nachdem sie bereits mit einer festen Chitinhülle versehen waren, ebensolche zahlreiche Hautdrüsen besaßen. Eine solche, meiner Ansicht nach schon an und für sich wahrscheinliche Annahme wird sowohl durch den Vergleich mit den Hautdrüsen der Pantopoden, als auch teilweise durch paläontologische Data bestärkt. Wie bekannt, mündeten an der Körperoberfläche der Pantopoden zahlreiche Hautdrüsen, deren Sekret den ganzen Körper des Tieres mit einer klebrigen Schicht umhüllen; bei bedeutender Entwicklung der Chitinhülle sind die Hautdrüsen in besondere Hohlräume (Kavernen) innerhalb derselben eingeschlossen. In diesen Hohlräumen, welche in „Poren“

an der Körperoberfläche münden, wollten ZENKER (Nr. 69, p. 383) und nach ihm HOEK (Nr. 21, p. 124) einen besonderen, zum Atmen dienenden Apparat sehen; doch haben die Untersuchungen von DOHRN (Nr. 13) bewiesen, daß sie nur Behälter der Drüsen sind. Eine solche Meinungsverschiedenheit bewog WEISSENBORN (Nr. 67, p. 110), zu äußern, „daß ursprünglich alle diese Höhlungen die von DOHRN entdeckten Hautdrüsen bargen, daß sich aber ein Teil derselben allmählich der Atmung unterzog, indem an Stelle von Flüssigkeit Gas secerniert wurde“; hierin sieht der genannte Autor einen Beweis dafür, daß sich die Hautdrüsen in Atmungsorgane verwandeln können <sup>1)</sup>).

Die Paläontologie zeigt, daß die Gigantotraca, welche den Stammformen der Arachniden sehr nahe stehen, in den untersten Schichten des silurischen Systems in typischen Meerablagerungen, in der oberen Schicht bereits in Gemeinschaft mit Phyllocardien, Ostracoden und Ganoidfischen, in den produktiven Schichten der Steinkohlenformation endlich zwischen Überresten von Landpflanzen, zusammen mit Überresten von Skorpionen, Insekten, Fischen und Süßwasseramphibien vorkommen. „Man darf darum annehmen“, bemerkt ZITTEL (Nr. 70, p. 647), „daß sie anfänglich im Meer, später in brackischem, vielleicht sogar in süßem Wasser lebten.“ KORSCHOLT und HEIDER halten es daher für möglich (Nr. 31, p. 533), daß sich die Gigantotraca nicht nur dem Leben im Süßwasser, sondern auch dem Landleben anpaßten. Im Hinblick auf diese paläontologischen Data finde ich, um die Entwicklung zweier ihrem Ursprunge nach verschiedener Atmungsorgane der Arachniden zu erklären, die Voraussetzung sehr begreiflich, daß einige der Arachnidenstammformen, welche überhaupt den Gigantotraken nahe verwandt waren, eine bestimmte Jahreszeit oder ein bestimmtes Stadium ihrer postembryonalen Entwicklung außer dem Wasser zubrachten; diese Formen besaßen von außen vollständig gedeckte Kiemen an mehreren vorderen Abdomensegmenten (wie die Gigantotraca) und zahlreiche Hautdrüsen, deren ziemlich lange Ausführungsgänge sich nach dem Verlassen des Wassers allmählich mit Luft füllten und so zeitweilig als Orte des Gaswechsels im Blute dienten.

---

1) Mir scheint es deshalb sonderbar, daß WEISSENBORN, indem er auf die von RAY-LANKASTER und MAC-LEOD ausgesprochene Theorie der Verwandlung der Kiemen des *Limulus* in die Lungen des Skorpions entgegnet, sagt, daß bei der Annahme einer solchen Verwandlung „das Auftreten der thorakalen Stigmen und Tracheen nur als schwer erklärbare Neubildung angesehen werden muß“.

Die Hautdrüsen der Arachniden konnten sich nach der Verwandlung ihrer Funktion in die respiratorische ganz auf dieselbe Weise weiterentwickeln, wie die Tracheen der übrigen Tracheata, da sowohl die Tracheen von *Peripatus*, als auch die Hautdrüsen, also auch die primitiven Tracheen der Arachniden sich aus denselben (Schleim absondernden) Hautdrüsen der annelidenartigen Ahnen sämtlicher Arthropoden entwickelt haben. Aus diesen Formen sind die Acarinen, Solifugen und wahrscheinlich auch einige andere Ordnungen der Arachniden entstanden. Ihre büschelförmig gelagerten <sup>1)</sup> Urtracheen waren gleichfalls über den ganzen Körper verstreut, wie bei *Peripatus Edwardsii* BLANCH.; erst bei der weiteren Entwicklung blieben, aus Gründen, welche von KENNEL genau angeführt sind, von den zahlreichen Büscheln nur diejenigen übrig, welche in unmittelbarer Nähe der Extremitäten gelagert waren.

Wir finden also bei den Arachniden zwei vollständig verschiedene Bildungen: 1) die Lungsäcke des Skorpions und der Araneen, 2) die Tracheen der Acarinen (teilweise auch der Solifugen). Die Atmungsorgane der übrigen Arachnidengruppen müssen entweder der ersten, oder der zweiten Art homolog sein. Und in diesem Sinne ist die Lösung der Frage über die Homologie der abdominalen Tracheen der Solifugen besonders interessant; wenn sie sich nämlich mit den Lungen der Skorpione vergleichen lassen, so bestätigt sich die geäußerte Ansicht, daß die gemeinsame Stammform der Acarinen und wahrscheinlich auch einiger anderen Ordnungen der Arachniden zugleich Lungen (resp. Kiemen) am Abdomen, als auch über den ganzen Körper verstreute Urtracheen besaß. Sind andererseits die abdominalen Tracheen der Solifugen ebenso aus Hautdrüsen entstanden, wie die Tracheen der Acarinen, so ist wohl die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die Stammformen zweierlei Atmungsorgane besaßen, aber man könnte dann voraussetzen, daß auch bei einigen anderen Arachniden (z. B. bei den Phalangiden und Pseudoskorpionen) die abdominalen Tracheen den Lungsäcken der Skorpione nicht homolog sind. Die Lösung der Frage wird durch eine genaue und vergleichende Untersuchung der Entwicklung

---

1) Ich möchte hier darauf hinweisen, daß die rosettenförmige Lagerung der Hautdrüsen bei *Atax* längst von CLAPARÈDE (l. c.) beschrieben worden ist; jede Gruppe dieser einzelligen Drüsen hat einen gemeinsamen Ausführungsgang, der in eine stigmenartige Öffnung mündet.

der abdominalen und der thorakalen Tracheen der Solifugen möglich.

Wie diese Lösung auch ausfallen sollte, so kann man auf Grund der geäußerten Betrachtungen annehmen, daß die Arachniden sich früh in zwei Zweige geteilt haben: bei den Einen haben sich die Tracheen sehr stark entwickelt, wobei die Lungensäcke (die modifizierten Kiemen) entweder teilweise bestehen blieben oder ganz verschwanden, bei den Anderen verkümmerten die in Tracheen verwandelten Hautdrüsen ganz und gar, dafür aber entwickelten sich die Lungensäcke sehr stark (vergl. die Einteilung auf Grund der Differenzierung des Abdomens in zwei Abschnitte Nr. 66, pag. 157).

Da die Rede von den Tracheen der Acarinen ist, so ist es hier angebracht, von dem provisorischen Organe der im Wasser lebenden und einiger Landmilben, welches von HENKING (Nr. 20) als „Urtrachee“, von KRAMER (Nr. 36) aber als „Suspensionsapparat“ für die Embryonen betrachtet wird, zu reden. Die Ansicht von HENKING scheint mir unbegründet, da er eine eigentliche Trachee, welche von dem erwähnten Organ aus sich in den Körper hinein vertiefte, nicht gesehen hat. Dieses paarige Embryonalorgan, welches zu beobachten mir bei *Ixodes*, anderen Beobachtern bei vielen anderen Formen nicht gelang, verdient besondere Aufmerksamkeit, da es sowohl seiner Lage nach, in der Nähe eines der vorderen thorakalen Beinpaare zu beiden Seiten des Körpers, als auch seiner Form nach, mit schmaler Basis und aufgetriebener Spitze, an das Embryonalorgan, welches VEJDOVSKY (Nr. 65) vor kurzem bei *Chermes* beschrieben hat, erinnert. Der Autor meint, daß man dieses Organ, welches weder von METSCHNIKOW (Nr. 44), noch von BARROIS (Nr. 2) bei *Chelifera* bemerkt wurde, nach dem Vergleich mit *Cyphophthalmus duricornis* JOSEPH (Nr. 22) mit rudimentären Stielaugen vergleichen könne (l. c. pag. 130); diese Annahme ist meiner Meinung nach wenig begründet, da der Bau des Organs wenig an den eines Auges erinnert, und außerdem konnten die Stielaugen des *Cyphophthalmus*, einer von den Pseudoscorpioninen weit abstehenden und jedenfalls schlecht studierten Form, oder richtiger die an seitlichen Fortsätzen des Körpers sitzenden Augen, als ein sekundäres Merkmal, in der Art entstehen, wie z. B. die Stielaugen einiger Ephemeriden unter den Insekten entstanden sind.

Ebenso ist ein Vergleich mit den Seitenorganen der Solifugen

(CRONEBERG, Nr. 12), vielleicht auch mit den Seitenorganen der Phalangiden (FAUSSEK, Nr. 14) und endlich mit den bei den Telyphonen und bei *Phrynus* an der Basis des zweiten Beinpaares gelegenen provisorischen Organen (STRÜBEL, Nr. 63) möglich.

Ehe ich die Ansichten derjenigen Gelehrten, welche die Tracheaten von einer Stammform ableiten wollen, anführe, möchte ich mich noch zu den sogenannten MALPIGHI'schen Gefäßen wenden. Indem man die Homologie dieser Organe bei sämtlichen Tracheata anerkennt, nimmt man an, daß ihre Entstehung und auch ihre Funktion gleich ist; ihre Bedeutung liegt hauptsächlich darin, daß sie bei allen vollkommen entwickelten Tracheata vorhanden sind, bei den Branchiata aber fehlen. So ist wenigstens die Ansicht, welche in den Lehrbüchern von LANG und von KENNEL vertreten wird.

Was ihren Ursprung anbetrifft, so entwickeln sie sich nach meinen Beobachtungen bei *Ixodes* (und wahrscheinlich überhaupt bei den Acarinen) aus dem Endoderm. Ich kann mich über die Rectalblase, mit der beide Drüsen später in Verbindung treten, nicht ganz bestimmt äußern, doch die Entstehung der Drüsen selbst ist ganz zweifellos, wie ich das durch Zeichnungen in meiner russischen Arbeit deutlich bewiesen habe (Nr. 66, Fig. 52 u. a.). Über die Entwicklung der (MALPIGHI'schen) Exkretionsgefäße bei den anderen Arachniden besitzen wir nur Beobachtungen an Skorpionen und an Araneen. Zuerst haben KOWALEWSKY und SCHULGIN (Nr. 35, p. 46) bei *Androctonus ornatus* gezeigt, daß der Enddarm sich nur auf die Länge des vorletzten Schwanzgliedes einstülpt, darauf hat LAURIE bei *Euscorpius italicus* (Nr. 39, p. 128) die Entstehung der MALPIGHI'schen Gefäße als Auswüchse des Mitteldarms zu einer Zeit, wo der Enddarm noch ganz kompakt war, beschrieben; diese zwei Arbeiten ergänzen einander, und da der Enddarm des Skorpions sehr kurz und in den ersten Entwicklungsstadien vom Mitteldarm deutlich abgegrenzt ist, so wird, wie mir scheint, durch diese Arbeiten der endodermale Ursprung der Exkretionsorgane mit genügender Deutlichkeit bewiesen.

Die Beobachtungen über die Entwicklung der MALPIGHI'schen Gefäße bei Araneen sind, wie bekannt, sehr widersprechend. Überhaupt haben diese Frage BARROIS (Nr. 3), BALFOUR (Nr. 1), LOCY (Nr. 40), SCHIMKEWITSCH (Nr. 59), MORIN (Nr. 48) und KISCHINOUE (Nr. 29) berührt. BALFOUR und nach ihm SCHIMKEWITSCH und MORIN lassen sie aus Ausstülpungen des Enddarms entstehen; die

Beschreibung von BALFOUR (Nr. 1) ist sehr kurz; frühe Stadien der Entwicklung der MALPIGHI'schen Gefäße hat er nicht gesehen. Die beiden übrigen Forscher aber gehen in Details auseinander, was, wie mir scheint, Beachtung verdient und entweder von der Verschiedenheit der beobachteten Arten (*Lycosa*, *Theridion* und *Pholcus*) oder von der ungenügenden Genauigkeit der Beobachtungen selbst abhängt. SCHIMKEWITSCH beschreibt bei *Lycosa saccata* (Nr. 59, p. 562) eine Längsteilung des blinden Endes der Proctodeumeinstülpung in einen oberen Teil, welcher sich in den Kloakensack (Rectalblase) weiter entwickelt, und in einen unteren Teil, das eigentliche Rectum, welches später zwei anfänglich kompakte Zellenfortsätze, die ersten Anlagen der MALPIGHI'schen Gefäße, entsendet. Über *Theridion maculatum* sagt MORIN (l. c. p. 161—162), daß das blinde Ende des Enddarms sich erweitert und zum Kloakensack wird, in den „die Enden der MALPIGHI'schen Gefäße münden“; deutlicher ist seine Angabe über *Pholcus phalangoides* (p. 193): „zu beiden Seiten der „poche stercorale“ bilden sich zwei ektodermale Fortsätze, welche die ersten Anlagen der MALPIGHI'schen Gefäße sind“. Die Verschiedenheit der Beschreibungen beider Autoren ist aus dem Grunde beachtenswert, da, nach den Zeichnungen von SCHIMKEWITSCH (Nr. 59, Pl. XXII, Fig. 6; MORIN giebt die hierzu gehörigen Zeichnungen nicht) zu urteilen, die Rectalblase und das Rectum bei ihrem ersten Auftreten histologisch verschieden sind. BARROIS (Nr. 3) und KISCHINOUE (Nr. 29) leiten die MALPIGHI'schen Gefäße der Araneen vom Mesoderm ab; nach KISCHINOUE sind die MALPIGHI'schen Gefäße Auswüchse der Rectalblase, welche mesodermalen Ursprungs ist. Anfänglich enthalten sie keine Höhlung in sich, wie SCHIMKEWITSCH das angiebt; die Vereinigung der Kloakenblase mit dem Rectum tritt später ein.

Nach den Beobachtungen von LOCY (Nr. 40, p. 75) endlich entstehen die MALPIGHI'schen Gefäße als Auswüchse des hinteren Endes (pre-stercoral tube“) des Mitteldarms. Leider illustriert LOCY seine Beschreibung nicht durch Zeichnungen; wenn man jedoch diejenigen seiner Sagittalschnitte, welche das hintere Ende des Mesenteron und die Rectalblase („stercoral pocket“, Fig. 55, 56, 70) berühren, mit der oben erwähnten Zeichnung von SCHIMKEWITSCH vergleicht, so könnte man voraussetzen, daß in der Beschreibung des Letzteren der vordere Teil des Rectums, von dem aus sich die MALPIGHI'schen Gefäße entwickeln, und in der Beschreibung des Ersteren das hintere Ende des „pre-stercoral tube“



identisch sind. Dieser hintere endodermale Fortsatz scheint deshalb interessant, weil er dem hinteren Fortsatz bei *Ixodes* (Nr. 66, p. 100) und dem Schwanzfortsatz des Mitteldarms beim Skorpion entspricht.

Die erwähnte Ähnlichkeit in der Beschreibung von SCHIMKEWITSCH und KISCHINOUE (daß nämlich die ersten Anlagen der Exkretionsgefäße kompakt sind) und weiter den Hinweis des letzteren, daß das Proctodeum mit der Rectalblase spät in Verbindung tritt, im Auge behaltend, kann ich auf Grund meiner Beobachtungen an *Ixodes* und nach dem Vergleich derselben mit dem, was über den Skorpion bekannt ist, die verschiedenen Beobachtungen über Araneen, wie mir scheint, nur folgendermaßen in Einklang bringen: Bei allen Araneen ist der hintere Fortsatz des Mesenterons, welcher der Rectalblase eng anliegt und sich, noch ehe das Endoderm den Dotter umwächst, bildet, mehr oder weniger deutlich ausgeprägt; in einigen Fällen entstehen die MALPIGHI'schen Gefäße unmittelbar, als (anfangs kompakte) Auswüchse des genannten Mesenteronteils, in anderen Fällen lösen sich die beiden kompakten Anlagen der MALPIGHI'schen Gefäße von dem hinteren Ende des Mesenterons, welches der Rectalblase anliegt, los und verwachsen sekundär mit dieser letzteren (wie bei *Ixodes*), so daß man, wenn man nicht genügend frühe aufeinander folgende Stadien verfolgt, sie für Auswüchse der Rectalblase selbst halten kann. Von diesem Standpunkte aus stellt der untere Kreis der 8 auf der Figur bei SCHIMKEWITSCH einen Teil des Mesenterons dar; BALFOUR und MORIN haben keine genügend frühen Stadien gesehen <sup>1)</sup>, was dadurch bewiesen werden kann, daß sie die Bildung des hinteren Mesenteronfortsatzes, welcher bei MORIN auf Fig. 30 (bei *Theridion maculatum*) deutlich zu sehen ist, nicht bemerkt haben; KISCHINOUE hat auch ein notwendiges Stadium verpaßt, da er die Lösung der Rectalblase von der analen Einstülpung nicht bemerkt hat, welche aller Wahrscheinlichkeit nach, wie auch bei *Ixodes*, vor der Vereinigung der MALPIGHI'schen Gefäße mit der Kloakenerweiterung (resp. Rectalblase) stattfindet; dieser Umstand hat den genannten Gelehrten wohl auch bewogen, der Blase eine selbständige Entstehung (aus dem Mesoderm) zuzuschreiben.

Auf die Verschiedenheit in der Entwicklung der MALPIGHI-

---

1) Wahrscheinlich die Stadien, welche unmittelbar auf das auf Fig. 29 bei MORIN abgebildete Stadium folgen.

schen Gefäße bei den Araneen deutet auch ihre Beziehung zum Darmkanal bei den erwachsenen Spinnen hin: bei den einen münden sie in die Kloakenerweiterung (BERTKAU, Nr. 9, p. 415—416), bei den anderen in den hinteren Fortsatz des Mesenterons (LOMAN, Nr. 41). LOMAN (Nr. 41) hält die MALPIGHI'schen Gefäße nach dem Ort ihrer Einmündung in den Darmkanal (bei *Cteniza*, dann bei *Epeira*, *Tegenaria* und *Mygale*) und nach ihrem Bau für ein Derivat der Mesenterons. Ohne dem histologischen Bau der MALPIGHI'schen Gefäße für die Entscheidung über ihren Ursprung große Bedeutung beizumessen, halte ich es doch für notwendig, darauf hinzuweisen, daß beim erwachsenen Männchen von *Ixodes calcaratus* BIR. und bei einigen Larven (Nr. 66, Fig. 82 und 83) die Zellen der Darmklappen und des centralen Magenteils Körner eines intensiv hellblauen oder blauen Pigments enthielten, während das in den MALPIGHI'schen Gefäßen nicht der Fall war.

Ich glaube also, daß, nach der Entwicklung der MALPIGHI'schen Gefäße beim Skorpion, bei *Ixodes* und *Agalena*, nach ihrer Beziehung zum Darmkanal beim erwachsenen Skorpion und bei einigen Spinnen und endlich nach ihrem Bau bei erwachsenen Spinnen zu urteilen, sich die sogenannten MALPIGHI'schen Gefäße bei allen Arachniden aus dem Endoderm entwickeln.

Die zweite Ähnlichkeit mit den MALPIGHI'schen Gefäßen der Insekten (und Myriapoden) ist eine funktionelle. Doch wird sich bei näherer Untersuchung wahrscheinlich erweisen, daß diese Ähnlichkeit gar nicht so wesentlich ist; schon jetzt sind uns bedeutende Verschiedenheiten zwischen diesen Bildungen bei den Arachniden und anderen Tracheaten bekannt. Die MALPIGHI'schen Gefäße der Insekten sind oftmals untersucht worden, und ihre Funktion ist uns vollständiger bekannt, als die Funktion der MALPIGHI'schen Gefäße bei den Arachniden, von denen wir nur vereinzelte Beobachtungen besitzen. Ohne den Gegenstand einer genauen Untersuchung zu unterwerfen, will ich mich auf einige Angaben in der Litteratur beschränken.

Nach SCHINDLER (Nr. 60, p. 588) ist in den MALPIGHI'schen Gefäßen der Insekten Harnsäure zuerst von KELLER, dann von LEUCKART erwiesen worden; SCHINDLER selbst hat das Vorhandensein der gewöhnlichen harnsauren Salze (des harnsauren Natrons und Ammoniaks) in den MALPIGHI'schen Gefäßen der Insekten bewiesen. In der letzten Zeit hat KOWALEWSKY (Nr. 32—33) durch

eine Reihe von Experimenten an verschiedenen Insekten gezeigt, daß ihre MALPIGHI'schen Gefäße in die Leibeshöhle eingeführtes Indigokarmin (indigoschwefelsaures Natron) deutlich ausscheiden und eine deutlich wahrnehmbare alkalische Reaktion besitzen (die Beziehung zum Lakmus s. Nr. 32, p. 65—66). Ein ebensolches energisches Verhalten dem Indigokarmin gegenüber ist von KOWALEWSKY auch bei den Myriapoden (Nr. 33, p. 205) gefunden worden. Wenn wir uns nun zu den MALPIGHI'schen Gefäßen der Arachniden wenden, so erfahren wir folgendes. Nach den Beobachtungen von PLATEAU (Nr. 52, p. 530), welchem LOMAN (Nr. 41) beistimmt, kommen in den MALPIGHI'schen Gefäßen der Spinnen weder freie Harnsäure, noch die typischen harnsauren Salze vor<sup>1)</sup>. KOWALEWSKY, welcher das Verhalten der MALPIGHI'schen Gefäße der Insekten und Myriapoden zum Indigokarmin so deutlich erwiesen hat, macht ähnliche Andeutungen nur über die Araneen (Nr. 34, p. 203)<sup>2)</sup>, bei denen jedoch bei der Ausscheidung des Indigokarmins die Leber die Hauptrolle spielt; über die MALPIGHI'schen Gefäße von Skorpio und Solifuga spricht KOWALEWSKY nicht; beim Skorpion dagegen (und teilweise auch bei Solifuga) hat der röhrenförmige Teil der Coxaldrüse eine den MALPIGHI'schen Gefäßen der Insekten ähnliche Funktion. Die Leber des Skorpions reagiert im Gegensatz zur Leber der Araneen sauer, wie bei den Krebsen. „Diese Reaktion der Leber“, sagt KOWALEWSKY (Nr. 34, p. 204), „bestätigt zusammen mit dem Vorhandensein einer Niere (d. h. der Coxaldrüse), welche aus einem Bläschen und dem Harnkanälchen besteht, den Gedanken von der nahen Verwandtschaft der Skorpione mit den Crustaceen noch mehr.“

Die Bedeutung der Coxaldrüsen der Arachniden als Exkretionsorgane kann nach den Experimenten von KOWALEWSKY am Skorpion (Nr. 32, 33, 34) wohl kaum bezweifelt werden. Während bei den Insekten die Rolle der Exkretionsorgane den MALPIGHI'schen Gefäßen und den Pericardiumzellen, bei den Myriapoden

---

1) Die widersprechende Angabe von BERTKAU (Nr. 9) wird von LOMAN widerlegt. Bei *Ixodes* sind die MALPIGHI'schen Gefäße und die Rectalblase mit Sphärokrystallen angefüllt, welche von MÉGNIN (Nr. 43) für ein alkalisches Salz der Harnsäure gehalten werden; Harnsäure und ihre Salze werden gleichfalls in den MALPIGHI'schen Gefäßen von *Tyroglyphus* von NALEPA (Nr. 50, p. 204) beschrieben.

2) Er hat hauptsächlich *Lycosa Latreilli* und *Eucharica castanea* untersucht.

aber den MALPIGHI'schen Gefäßen und einigen Zellen des Fettkörpers zufällt, spielen bei den Arachniden außer den letzteren noch die Leber und die Coxaldrüsen eine große Rolle. Wenn diese Drüsen bei den Myriapoden und den Arachniden auch Homologe sind — eine Frage, die nicht in den Plan meiner Beobachtungen gehört —, so spielen sie bei ihnen doch nicht dieselbe Rolle. Die Bedeutung der Coxaldrüsen der Arachniden leuchtet aus den bei *Phalangium* und den Acarinen beobachteten Eigentümlichkeiten ein. Die Coxaldrüsen des *Phalangium* (oder richtiger der Röhrenteil derselben), welche früher als MALPIGHI'sche Gefäße beschrieben wurden (PLATEAU, Nr. 53, p. 744), sind, wie bekannt, zuerst von LOMAN (Nr. 42 a, p. 93 u. ff.)<sup>1)</sup> richtig verstanden worden, und auf diese Weise ist bewiesen worden, daß die Phalangiden keine MALPIGHI'schen Gefäße haben. „Augenscheinlich“, sagt FAUSSEK (Nr. 14, p. 82), „ist die Coxaldrüse in morphologischer Hinsicht von allen Arachniden am stärksten und vollständigsten bei den Phalangiden entwickelt: sie erreicht ein sehr großes Volumen, und ihre einzelnen Teile sind deutlich abgegrenzt und stark entwickelt. Zu gleicher Zeit ist wahrscheinlich ihre physiologische Bedeutung sehr wichtig.“ Das Fehlen der MALPIGHI'schen Gefäße und das Vorhandensein der Coxaldrüsen bei *Phalangium*, diese beiden Erscheinungen müssen augenscheinlich in gegenseitige Abhängigkeit gesetzt werden. Ganz entgegengesetzte Verhältnisse finden wir bei der Mehrzahl der Acarinen; bei ihnen sind die MALPIGHI'schen Gefäße verhältnismäßig stark entwickelt, doch sind bis jetzt Coxaldrüsen nicht genau konstatiert worden. Die Andeutungen von WINKLER (Nr. 68) und HENKING (Nr. 20) sind zu ungenau; mehr Beachtung verdient die Angabe von MICHAEL (Nr. 46, Nr. 45, p. 178), welcher bei den Oribatidae eine an der Basis des zweiten Beinpaars liegende und im allgemeinen an die Coxaldrüsen der übrigen Arachniden erinnernde Drüse beschreibt, doch besitzen gerade diese Formen, nach der Beschreibung von MICHAEL, keine MALPIGHI'schen Gefäße; eine Mündung der Coxaldrüsen („super-coxal glands“) konnte dieser Beobachter nicht finden. In letzter Zeit hat STURANY bei *Trombidium* lange röhrenförmige Drüsen beschrieben (Nr. 64, p. 16—17); er sah weder ihre Mündung an der Körperoberfläche,

---

1) Die Litteratur über die Coxaldrüsen von *Phalangium* bis zum Jahre 1890 siehe in der Abhandlung von FAUSSEK (Nr. 14, p. 69—82).

noch ihre Vereinigung mit dem Darmkanal und hält sie für ein Homologon der Coxaldrüsen; doch nach seiner Figur (Fig. 21) zu urteilen, möchte man annehmen, daß der Autor den Fehler, welchen er einigen Beobachtern vorwirft, nur in umgekehrter Richtung, selbst macht, d. h. daß er die MALPIGHI'schen Gefäße für Coxaldrüsen hält.

Wenn die Phalangiden in Bezug auf ihre Exkretionsorgane in der einen Richtung die äußerste Stufe bilden, so sind die Acarinen der äußerste Typus in entgegengesetzter Richtung. Auf diese Weise entsprechen die MALPIGHI'schen Gefäße der Arachniden in der Mehrzahl der Fälle auch funktionell nicht den MALPIGHI'schen Gefäßen der anderen Tracheata. Die Rolle der MALPIGHI'schen Gefäße der Insekten (und Myriapoden) wird bei den Arachniden durch die Coxaldrüsen oder die Leber in bedeutendem Maße vervollständigt.

Aus allem Gesagten ist, wie mir scheint, der folgende nicht zu bezweifelnde Schluß zu ziehen: die MALPIGHI'schen Gefäße der Arachniden sind den MALPIGHI'schen Gefäßen der übrigen Tracheaten nicht homolog, sie sind den sog. MALPIGHI'schen Gefäßen bei einigen Amphipoden analoge Bildungen. Wenn dieser Schluß durch weitere Untersuchungen bestätigt werden sollte, so wäre das ein bedeutendes und positives Argument für die Trennung der Arachniden von den Antennaten.

Was die weite Verbreitung der (MALPIGHI'schen) Exkretionsgefäße bei den Arachniden betrifft, so ist sie augenscheinlich durch das sehr frühe Auftreten dieser Organe bei den Repräsentanten der Arachniden bedingt; bei dieser Gelegenheit möchte ich einige Betrachtungen äußern, welche das Fehlen der betreffenden Organe bei *Limulus*, der in allen übrigen Beziehungen so nahe zu den Arachniden steht, erklären könnten. Wenn man die Verbreitung der sog. MALPIGHI'schen Gefäße bei den Amphipoden näher betrachtet, so erfährt man, daß sie nur bei verhältnismäßig wenigen Gattungen vorkommen; die Mehrzahl dieser Gattungen gehört, wie bekannt, zur Unterordnung der Crevettina, und nur *Caprella* macht eine Ausnahme; doch die *Laemadipoda* müssen zu den abweichenden Formen gerechnet werden, was sowohl durch ihren Bau, als auch durch ihre Lebensweise bewiesen wird. Unter den Crevettinen aber kommen die Auswüchse am hinteren Fortsatz des Mitteldarms entweder bei Formen, die am Meeresstrande leben (*Orchestia*, *Talithrus*), oder bei Formen, die sehr frisches Wasser lieben (*Melita*) und die sich hauptsächlich im Süßwasser

aufhalten (Gammarus)<sup>1)</sup> vor. Da die MALPIGHI'schen Gefäße bei der Mehrzahl der Amphipoden fehlen und da die dieselben besitzenden Amphipoden die erwähnten Eigenheiten in der Lebensweise besitzen<sup>2)</sup>, so könnte man meinen, daß die Anpassung an das Leben am Ufer oder im Wasser, welches an Sauerstoff reich ist, das Auftreten spezieller Auswüchse des Mitteldarms, die, wenigstens teilweise, die Rolle der Exkretionsorgane spielen, hervorgerufen hat; eine solche Anpassung konnte unabhängig bei den Vertretern der einzelnen Gattungen auftreten<sup>2)</sup>. Wenn man das Gleiche bei dem Ahnen der Arachniden, bei welchem zuerst die hinteren Auswüchse des Mitteldarms, die dann zu MALPIGHI'schen Gefäßen wurden, auftraten, voraussetzt, so muß man ihn für eine litorale Form (wie *Orchestia*) halten. Die letztere Frage habe ich schon bei der Betrachtung der Atmungsorgane der Arachniden berührt<sup>3)</sup>.

Die MALPIGHI'schen Gefäße der Arachniden entwickeln sich also vom hinteren Fortsatz des Mitteldarms. Dieser Fortsatz verdient an und für sich Beachtung, da er weder den Hexapoden, noch den Myriapoden eigen ist.

Eine Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten über das phylogenetische Verhältnis der verschiedenen Arthropodengruppen ist schon früher mehrmals von verschiedenen Autoren (WEISSENBORN, Nr. 67, FERNALD, Nr. 15, teilweise ZOGRAFF, Nr. 71, SCHIMKEWITSCH, Nr. 58 u. a.) gegeben worden. Daher werde ich nur bei einigen der wichtigsten Schriften, deren Autoren gegen die Lostrennung der Arachniden von den Tracheaten sind, stehen bleiben. Wenn wir einen Blick auf die Litteratur der letzten zehn Jahre werfen, so sehen wir, daß seit dem Erscheinen der Ab-

---

1) Es ist möglich, daß die Süßwasserarten der Gattung *Gammarus* anfangs in den Mündungen rascher kleiner Flüsse, welche ins Meer einmünden, wo das mit der Meereswelle zusammenstoßende Flußwasser eine fortwährende Brandung bildet, lebten.

2) Bei *Melita* findet man nur einen unpaarigen Fortsatz des Mitteldarms, bei den Anderen zwei; doch derartige Unterschiede kommen, wie bekannt, auch zwischen den MALPIGHI'schen Gefäßen der *Acarinen* vor.

3) Im Handbuch von STEINMANN und DÖDERLEIN (Nr. 62) finden wir folgenden Passus (p. 512): „Die meisten paläozoischen Arthrogastren sind Wasserbewohner, die ältesten jedenfalls Bewohner des Meeres gewesen, während die jüngeren, z. T. die heutigen ausnahmslos an den Aufenthalt in der Luft angepaßt sind“ (s. auch p. 500). Weshalb die Autoren diese Ansicht vertreten, ist unerklärlich.

handlungen von RAY-LANKESTER fortwährend von verschiedenen Seiten Fakta zu Gunsten der Verwandtschaft zwischen *Limulus* und den Arachniden gesammelt werden; man studiert aufs genaueste den Bau der Lungen des Skorpions und der Kiemen des *Limulus*, die Entwicklung dieser Organe, die Extremitätenmetamorphose bei den Araneen, den Bau des Blutgefäß- und des Nervensystems, die Entwicklung des Nervensystems und besonders die Entwicklung der Augen, die Entwicklung des Darmkanals, die Entwicklung und den Bau der Coxaldrüsen u. s. w.<sup>1)</sup>; alles überzeugt von der nahen Verwandtschaft zwischen *Limulus* und den Arachniden — doch wie *Peripatus* kein Tausendfüßler ist, so ist auch *Limulus* kein Spinnentier, obgleich RAY-LANKESTER auch auf Grund der Ähnlichkeit zwischen ihm und dem Skorpion ihn zu den Arachniden zu stellen versuchte (Nr. 55). Andererseits haben paläontologische Untersuchungen zweifellos bewiesen, daß einige der paläozoischen Xiphosuren (die Hemiaspidae), welche (wie z. B. *Prestwichia*), wie die Entwicklungsgeschichte von *Limulus* zeigt, den Formen, von denen die Limuliden abstammen, nahe standen, einerseits einigen Trilobiten ähnelten, andererseits durch die verhältnismäßig geringere Größe des Kopfschildes, durch die volle Gliederung des Praeabdomens und des Abdomens, durch ihren Schwanzstachel und wahrscheinlich auch durch den allgemeinen Charakter der Extremitäten den Gigantostraca näher standen. Wenn Formen, wie *Prestwichia*, den erwähnten Übergang bilden, so steht andererseits, wie bekannt, der Skorpion durch die Gesamtkonfiguration seines Körpers, durch die verhältnismäßige Größe seiner Abschnitte und durch den Charakter der Extremitäten viel näher zu den Gigantostraca, als zu den Xiphosura, deshalb müßte man voraussetzen, daß auch in ihrem inneren Bau die Gigantostraca noch mehr Ähnlichkeit mit dem Skorpion offenbarten, als die Xiphosura.

Von den Gelehrten, welche die Ansicht von dem gemeinsamen Ursprung der gegenwärtigen Tracheaten vertreten, sind KENNEL und LANG am bekanntesten und einflußreichsten. Der erste hat in einer Abhandlung (Nr. 24), der zweite in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (Nr. 38) seine Ansicht bestimmt und

---

1) Eine genaue Zusammenstellung der Vergleiche zwischen *Limulus* und den Arachniden siehe in der Abhandlung von KINGSLEY (Nr. 28).

ausführlich geäußert; beide Autoren, die in ihren Ansichten über das Verhältnis zwischen den Bronchiaten und den Tracheaten auseinandergehen, stimmen im allgemeinen in ihren Ansichten über die Abstammung der Arachniden überein. Nach der Voraussetzung von KENNEL nahmen von der hypothetischen Protrochosphaera, außer anderen Zweigen, der Zweig der Ringelwürmer und der Zweig der Krebse (Branchiata) ihren Anfang, und beide Zweige entwickelten sich parallel, doch selbständig; aus den einzelnen Formen oder Familien der Anneliden sind die peripatusartigen Ahnen der Tracheaten entstanden, welche sich gleich zu Anfang in zwei Zweige teilten: den einen Zweig bildeten die Formen der tracheenführenden Gliederfüßer mit einer hinteren Genitalöffnung und mit ungegliederten Oberkiefern (Insecta und Chilopoda), den anderen aber — die mit einer vorderen Genitalöffnung, mit gegliederten Oberkiefern, bei denen sich außerdem im Gegensatz zu den ersteren in vielen Fällen nicht verzweigte röhrenförmige Tracheen erhalten haben (Diplopoda, Pauropoda, Symphyla, Arachnoidea). Der Peripatus bildet nach der Meinung des Autors einen abweichenden Zweig der Urformen („Peripatiformes“). Nachdem KENNEL auf diese Weise die Notwendigkeit der Einteilung der Arthropoden in Branchiata und Tracheata und die Möglichkeit eines selbständigen Auftretens ähnlicher Züge in der Organisation der Anneliden und der Crustaceen bewiesen hat, will er das Verhältnis der Arachniden zu den Crustaceen (die Merostomata mit eingeschlossen; vergl. Nr. 26, p. 403 und 405) nicht untersuchen, da er die gemeinsame Abstammung sämtlicher Tracheata beweisen kann (Nr. 24, p. 18). Wodurch läßt sich denn letzteres beweisen? Dadurch, daß sämtliche Tracheata Tracheen und MALPIGHI'sche Gefäße<sup>1)</sup> haben, und daß also auch die Stammform diese besitzen mußte. Wie man sieht, hat dieser Beweis nichts Neues, Originelles, und da ein jeder Gelehrte, welcher die Verwandtschaft zwischen Arachniden und Limulus zu beweisen suchte, mit derartigen Merkmalen zu thun hatte, so ist das Ignorieren ähnlicher Züge in der Organisation der Arachniden und der Merostomata von Seiten KENNEL's meiner Meinung nach durch gar nichts gerechtfertigt; wenn der Autor sich dazu verstanden hätte, diese Verhältnisse zu berühren, so müßte er wohl oft zu Unwahrscheinlichkeiten greifen, um die einzelnen ähnlichen Eigenschaften zu erklären, wie er das

---

1) Eine jede spezielle Ausnahme (Peripatus, Japyx, Collembola, Acarina, Pauropoda (?), Tardigrada) sucht KENNEL zu erklären.



auch thut, sobald er das selbständige Auftreten ähnlicher Merkmale bei den Krebsen, die sich unmittelbar aus nicht segmentierten Tieren entwickelt haben, und den Tracheaten, den Nachkommen der Anneliden, betrachtet. Ich habe die Frage von der Entwicklung der Tracheen bei den Arachniden schon berührt und werde unten wieder zu ihr zurückkehren, jetzt aber handelt es sich nur um die MALPIGHI'schen Gefäße, welche KENNEL für mit der Einstülpung des Proctodeum (l. c. p. 23) einwärts gezogene Nephridien hält. Diese Ansicht, welche einer gewissen funktionellen Ähnlichkeit beider Bildungen ihre Entstehung verdankt, begründet KENNEL nur mit dem Umstand, daß der Peripatus, bei dem die anale Einstülpung im Vergleich zu den Tracheaten sehr unbedeutend ist, keine MALPIGHI'schen Gefäße hat. Doch wenn man von der Voraussetzung KENNEL's ausgeht, daß bei der Verlängerung des Proctodeum „sogar ein oder mehrere ganze Segmente mit all ihren Anlagen nach innen eingestülpt werden“, so kann man mit genau demselben Recht voraussetzen, daß zusammen mit den Nephridien auch andere Drüsen, welche ihr Sekret durch Mündungen in der Haut ergossen, eingestülpt werden konnten. Außerdem muß noch darauf hingewiesen werden, daß bei den Aphiden, welche keine MALPIGHI'schen Gefäße haben, ihre Rolle von der ganzen Oberfläche des Enddarms vertreten wird (KOWALEWSKY); also können wir unsere Schlüsse auf funktioneller Ähnlichkeit allein nicht aufbauen. Darauf muß bemerkt werden, daß KENNEL alle seine Behauptungen entweder ausschließlich oder hauptsächlich auf dem Studium und der Analyse der Organisation von Peripatus und der Myriapoden aufbaut, wobei er zuweilen die Besonderheiten der Arachniden ganz aus dem Auge läßt. Der Umstand, daß die MALPIGHI'schen Gefäße der Hexapoden und der Myriapoden sich ausschließlich aus dem Ektoderm entwickeln, welcher ein wichtiges und allgemein bekanntes Argument gegen die Annahme der Homologie derselben mit den Segmentalorganen ist, bleibt unwiderlegt. Solange nicht bewiesen worden ist, daß wenn auch nur ein Teil der MALPIGHI'schen Gefäße sich aus dem Mesoderm entwickelt, erlaube ich mir, mich der Ansicht anzuschließen, daß sie erst durch sekundäre lokale Differenzierung der Wände des Enddarms entstehen; diese Ansicht wird, wie bekannt, durch die Fähigkeit einiger Copepoden, durch die Wände ihres Enddarms harnsaure Verbindungen auszuschcheiden, wie das auch in den MALPIGHI'schen Gefäßen der Insekten stattfindet <sup>1)</sup>, unterstützt.

---

1) Vergl. p. 134.

Die Abhandlung von KENNEL gab den Anstoß zu der Schrift von ZOGRAFF (Nr. 72), worin dieser sich im Allgemeinen vollständig den Ansichten des Ersteren anschließt, doch hauptsächlich die Beziehungen der Arthropoden zu den Anneliden behandelt und die Frage von der Phylogenie der einzelnen Tracheatenklassen gar nicht berührt, da dieses eine Frage ist, „qui est si habilement discutée et presque résolue<sup>1)</sup> par Mr. le Prof. KENNEL“ (l. c. p. 294). Hieraus kann man schließen, daß der Autor die Ansicht, die er in seiner früheren Schrift über die Entwicklung der Myriapoden (Nr. 71, p. 70 und 71) geäußert hat, etwas verändert hat, doch ist er noch immer für die gemeinsame Abstammung sämtlicher Tracheaten. Es wäre in Anbetracht der Äußerung des Autors in seiner ersten Schrift: „die große Ähnlichkeit der embryonalen Entwicklung der Myriapoden und der Arachniden, welche sogar größer ist, als die der ersten und der Insekten, nötigt mich zu der Meinung, daß die Verwandtschaft zwischen Arachniden und Crustaceen eine Hypothese ist, welche keine Zukunft hat“, und in Anbetracht dessen, daß die hauptsächlichsten Beobachtungen über die Entwicklung von *Limulus* und der Arachniden und über den Bau der letzteren, welche KENNEL gar nicht berührt, erst nach dem Erscheinen der Schrift von ZOGRAFF veröffentlicht wurden, natürlich, wenn der genannte Gelehrte in seiner letzten Schrift die Beziehungen der Arachniden zu den anderen Tracheaten berühren wollte.

Wie KENNEL, so findet auch LANG (l. c. p. 560—562) es für nötig, die frühe Teilung der Tracheaten in zwei selbständige Zweige anzunehmen, doch geht er hierbei nicht von der Lage der Genitalöffnung, einem Merkmal, dem er augenscheinlich keine große Bedeutung beilegt, sondern von der Vergleichung der ersten 3—4 Extremitätenpaare aus; daher stellt er im Gegensatz zu KENNEL die Arachniden allen übrigen gegenüber (*Chelicerota* und *Antennata*). Der Hauptgrund für die Vereinigung der Arachnoiden mit den Tracheaten und für die Trennung derselben von den *Xiphosura* und *Gigantostraca* ist auch hier derselbe: das Vorhandensein der MALPIGHI'schen Gefäße und der Tracheen bei den Arachnoiden, welche bei den *Xiphosura* fehlen. Die Homologie der MALPIGHI'schen Gefäße bei sämtlichen Tracheaten setzt der Autor außer allen Zweifel, die Annahme eines selbständigen Auftretens der röhrenförmigen Tracheen aber „könnte man, nach seiner Meinung, nur

---

1) ?

als Notbehelf gelten lassen“. LANG meint, daß man den Skorpion zweifellos als den den Urformen der Arachniden am nächsten stehenden Typus betrachten müsse, inbetreff der Solifugen aber hält er eine solche Voraussetzung für wahrscheinlich, doch noch der Begründung bedürftig (l. c. p. 558); daher läßt er unerklärt, warum der Skorpion, welcher die größte Anzahl Stigmen und überhaupt primitive Verhältnisse in der Gliederung des Körpers und in der Organisation behalten hat, die am meisten modifizierten Tracheen besitzt, und warum bei den Typen, welche in ihrer Organisation am weitesten abweichen, gerade die Tracheen weniger verändert sind, als beim Skorpion und bei den Solifugen (die büschelförmigen Tracheen als primitivsten Typus gerechnet). Diesen Widerspruch, den LANG nicht beachtet hat, hat SCHIMKEWITSCH erkannt. Dieser letztere hält den Skorpion für eine primitivere Form, als die Spinnen, die letzteren aber für weniger verändert, als die Opilionidae und die Acarina, und glaubt, daß die anfänglichen Atmungsorgane der Arachniden Lungen waren, diese aber sich aus nichtverzweigten, büschelförmigen Tracheen entwickelt haben (Nr. 57, p. 67).

WEISSENBORN (l. c. p. 115—116) ist mit der Meinung von SCHIMKEWITSCH nicht einverstanden, da man mit Hilfe derselben die baumförmig verästelten Tracheen der Solifugen nicht erklären kann, und schlägt eine andere Erklärung vor. Ich kann noch hinzufügen, daß, wenn die Solifugen weniger veränderte Formen sind, als die Spinnen, man andererseits im Auge behalten muß, daß man bei ein und denselben Arachniden nicht nur lungen- und büschelförmige Tracheen zu gleicher Zeit, sondern auch beide deutlich ausgesprochene Arten büschelförmiger Tracheen [z. B. bei *Gibbocellum*, nach der Beschreibung von STECKER (Nr. 61<sup>1</sup>)] antrifft. Nach WEISSENBORN haben sich sämtliche Atmungsorgane der Arachniden aus primitiven, unverzweigten, kurzen Büscheltracheen entwickelt, aus denen sich nach der einen Seite baumförmige Büscheltracheen, nach der anderen Seite röhrenförmige Tracheen mit bedeutender Verringerung der Anzahl der Stigmen, nach der dritten Seite Lungen entwickelten. Hieraus kann man schließen, daß nach der Meinung des Autors sich die Tracheen der mit zwei Lungen versehenen Spinnen und die hinteren Lungen

---

1) STECKER (l. c., p. 339) vergleicht die hinteren Tracheenbüschel bei *Gibbocellum* mit den abdominalen Tracheenästen bei *Phalangium*.

der mit vier Lungen versehenen Spinnen unabhängig von einander aus den primitiven Büscheltracheen der Urform entwickelt haben, was nach der Schrift von ПОКОК (Nr. 54), und nachdem der mit vier Lungen versehene Hypochilus als „dipneumon“ anerkannt worden war, ganz unwahrscheinlich ist.

Eine besondere Ansicht über die Atmungsorgane der Arachniden vertritt BERNARD (Nr. 6). Für den primitivsten Typus hält der Autor die Tracheen der Acarinen; das ausschließliche Vorhandensein derselben bei den Acarinen stimmt mit der Ansicht des Autors, daß die Acarinen ein fixiertes Larvenstadium der Arachniden sind, überein; die eben erwähnte Ansicht werde ich weiter unten berühren. Das Vorhandensein der Röhrentracheen bei den Phalangiden erklärt sich durch die sehr frühe Trennung der letzteren vom Hauptstamm sämtlicher Arachniden; die Solifugen besitzen dieselben Tracheen, weil sie dem Urtypus der Arachniden sehr nahe stehen; die Chernetiden endlich müssen in eine besondere Gruppe ausgeschieden werden. Aus den röhrenförmigen Tracheen haben sich die „Fächertracheen“ entwickelt. Dieses ist die Ansicht von BERNARD. Bei der Benennung „röhrenförmige Tracheen“ spricht er nirgends darüber, welche der röhrenförmigen Tracheen, die büschelförmigen oder die baumförmigen, er für die primitiveren hält; er setzt einfach die Röhrentracheen den Fächertracheen (d. h. den Lungen) entgegen, was aus seiner Erklärung zum Schema der Stigmenlagerung bei den Arachniden erhellt (l. c. p. 68). Die Ahnen der Arachniden besaßen ein Paar Stigmen an jedem Körpersegment; für den wesentlichsten Beweis dieser Tatsache hält der Autor seine Entdeckung von rudimentären Stigmen („vestigal stigmatic sears“) an allen abdominalen Segmenten, vom vierten angefangen, bei den Chernetiden. Doch nach KINGSLEY (Nr. 28, p. 239) waren die von BERNARD entdeckten Bildungen schon SIEBOLD (1853) bekannt, sind aber nicht rudimentäre Tracheen, sondern Anheftungsstellen der Muskeln an der Chitinhülle. Ueberhaupt sind die Schlußfolgerungen des Autors zu schnell. Ebenso kann ich mich mit seiner Ansicht über die Entwicklung der Tracheen bei den Tracheaten überhaupt aus den Borstendrüsen der Würmer (Nr. 7) nicht einverstanden erklären. Doch will ich dabei nicht weiter stehen bleiben. Meine Ansicht über die Entwicklung der Arachnidentracheen, deren Stigmen am Cephalothorax, in einigen Fällen wahrscheinlich auch am Abdomen gelegen sind (in welchen Fällen dieses letztere der Fall ist, müssen zukünftige Beobachtungen zeigen, fürs erste aber kann ich nur vor-

aussetzen, daß dieses bei den Pseudoscorpionen, den Solifugen <sup>1)</sup>, den Phalangiden <sup>2)</sup> und den Cyphophthalmiden stattfindet), habe ich früher geäußert und kann jetzt mit KORSCHULT und HEIDER (l. c. p. 635) sagen: „wir sind also geneigt, uns denjenigen Forschern anzuschließen, welche die Arachniden und die übrigen luftatmenden Arthropoden als zwei gesonderte Reihen betrachten und somit auch eine getrennte Entstehung der Tracheen bei diesen beiden Abteilungen annehmen.

Wenn wir nun auf Grund des jetzt von mir auch in meiner russischen Schrift Dargelegten versuchen, auf die Organisation der hypothetischen Urform der Arachniden (*Protarachnon*) einen Blick zu werfen, so müssen wir uns dieselbe folgendermaßen vorstellen.

**Protarachnon.** In der allgemeinen Konfiguration seines Körpers mußte das Tier an die fossile *Slimonia* erinnern; der Körper zerfiel in zwei Abschnitte, den Cephalothorax und das Abdomen; die Segmente des Cephalothorax waren miteinander verschmolzen, doch das letzte Segment war von den übrigen durch eine Querrfurche getrennt. Am Vorderrand des Cephalothorax befanden sich die Mittelaugen, an den Seiten des Cephalothorax die Seitenaugen. Die vor dem Munde gelagerten Cheliceren waren schwach entwickelt; die langen Pedipalpen dienten zum Ergreifen der Beute; die ersten Glieder der Pedipalpen und der Füße hatten Kaufortsätze, welche die Mundöffnung zu beiden Seiten und von hinten begrenzten. Das letzte Beinpaar diente teilweise zum Schwimmen. Die sechs vorderen Abdominalsegmente, welche mit lamellenförmigen Extremitäten versehen waren, waren breiter als die übrigen, doch der Übergang von den einen zu den anderen war allmählich; das letzte Segment war erweitert und lief in eine Spitze aus. Von den abdominalen Extremitäten war das erste Paar sehr schwach entwickelt, die folgenden Paare verdeckten kleine Vertiefungen, welche sich an der ventralen Oberfläche des Abdomens befanden; in diese Vertiefungen ragten dünnwandige Kiemenfortsätze, die von der dem Abdomen zugekehrten Fläche der Extremitäten ausgingen, hinein. An der Körperoberfläche, auch das letzte Abdominalsegment nicht ausgenommen, mündeten zahlreiche einzellige Hautdrüsen; am Cephalothorax waren diese

---

1) Auf die Identität im Bau der thorakalen und der abdominalen Tracheen bei *Galeodes* weist BERNARD (Nr. 7) hin.

2) Die Lage der Stigmen bei den Phalangiden ist augenscheinlich noch nicht genau bestimmt.

Drüsen zu Gruppen vereinigt und besaßen ziemlich lange, dünnwandige Ausführungsgänge; ein Paar dieser Drüsen an der Basis der Pedipalpen war besonders stark entwickelt und schied ein Sekret aus, welches an der Verdauung teilnahm. Stark entwickelte Coxaldrüsen waren in einer Zahl von drei Paaren vorhanden und mündeten an der Basis des ersten, zweiten und dritten Beinpaares. Die Genitalöffnung war zwischen den Extremitäten des ersten Abdominalsegments gelegen. Das Metastom hatte die Form eines Herzens. Das Nervensystem erinnerte an das Nervensystem des Skorpions; das Ganglion des letzten Beinpaares war wahrscheinlich mit dem Schlundganglion nicht verschmolzen, die Ganglien der Cheliceren, teilweise auch die der Pedipalpen waren zu beiden Seiten des Oesophagus gelegen, so daß die Schlundkommissuren, ebenso wie bei den jetzigen Arachniden, nicht ausgedrückt waren. Das Blutgefäßsystem war ungefähr ebenso entwickelt wie bei *Scorpio*; das mehrkammerige Herz reichte mit seinem Vorderende in den Cephalothorax hinein; die vordere Arterie bildete unter der Außenhülle des Cephalothorax zahlreiche Verzweigungen; im Abdomen waren die Kiemengefäße stark entwickelt. Der Mitteldarm war in zahlreiche paarige Lappen geteilt, von denen die vorderen sich in die Extremitäten erstreckten; zwei kleine Ausstülpungen, welche vom hinteren Ende des Mitteldarms ausgingen, dienten teilweise als Exkretionsorgane. Der Enddarm war eine kurze und einfache Röhre ohne Erweiterungen. Das Endosternit, an dem die dorsoventralen Muskelbündel des Cephalothorax entsprangen, war stark entwickelt. Das Protarachnon war eine litorale Form, welche einen Teil ihres Lebens im Wasser, den anderen auf dem Lande zubrachte; seine Eier legte das Tier ins Wasser; die Entwicklung wurde von einer postembryonalen Metamorphose begleitet.

Aus dieser Beschreibung erhellt, daß das hypothetische Protarachnon sich von der Urform der anderen Tracheaten bedeutend unterscheiden mußte; diesen Unterschied muß man anerkennen, wenn man die Verwandtschaft der Xiphosura mit den Arachniden annimmt, da nach dieser letzteren Ansicht von den dem Protarachnon nahe stehenden Formen der Zweig der Gigantostraca, welcher als seitliche Abzweigung die Xiphosura entstehen ließ, ausging. Also war die Stammform der Arachnoidea ein Gliedertier, die der Gruppe Peripatus + Myriapoda + Hexapoda aber ein peripatusartiger Landringelwurm. Diese letztere Form unterschied sich nur wenig und nur

in quantitativer Hinsicht von der Stammform sämtlicher Arthropoden. Aus den Urcrustaceen haben sich sowohl die jetzigen Crustaceen als auch die Trilobiten entwickelt; das Protarachnon und die Gigantostraca aber sind ein Seitenzweig der letzteren, der sich zu Anfang oder noch vor der paläozoischen Ära losgelöst hat. Das Verhältnis des Protarachnon mit den Gigantostraca zu den Trilobiten unterscheidet die geäußerte Ansicht von der Ansicht RAY-LANKESTER'S. Ohne die Beziehungen der Arachniden zu den Crustaceen zu berühren, will ich nur bemerken, daß sich diese Anschauung überhaupt von der Ansicht jener Autoren, welche zwar die Arachniden von den übrigen Tracheaten trennen, doch die Crustaceen nicht von gut segmentierten Anneliden ableiten (FERNALD, Nr. 15, p. 493—499, OUDEMANS, Nr. 5 u. A.), unterscheidet. Für mich ist die Abhandlung von OUDEMANS (Nr. 5), in der er den Acarinen viel Aufmerksamkeit zuwendet, interessant. Der Autor sucht das Künstliche des Typus der Arthropoden zu zeigen, er beweist die Notwendigkeit, ihn in einige selbständige Gruppen zu teilen. Nach seiner Meinung bilden die Trilobiten + Xiphosura + Gigantostraca + Arachnoidea (ohne Acarina und Tardigrada) eine ganz abgesonderte Gruppe, welche mit einer hypothetischen Form, Proagnostus, ihren Anfang nimmt; dieser Proagnostus war die Larvenform sämtlicher Arachniden (l. c. p. 51), er unterschied sich vom Nauplius hauptsächlich dadurch, daß er mindestens aus 6 verschmolzenen postoralen Segmenten bestand und daß die Bildung der folgenden Segmente weit vom Hinterende des Körpers vor sich ging. Die Schlußfolgerungen dieses Gelehrten gründen sich nur auf Beobachtungen an der Metamorphose der paläozoischen Trilobiten (Agnostus, Phacops); doch zu dieser Epoche waren sowohl die Gigantostraca als auch die Arachnoidea vollständig differenziert, und die postembryonale Metamorphose hatte sich nicht mehr in ihrer anfänglichen Reinheit erhalten, wie die Entwicklungsgeschichte des Skorpions beweist. Der Autor hält sich nur bei äußeren Merkmalen auf, ohne die innere Organisation der Arachniden oder der Krebse, noch embryologische Facta zu berühren. Größeres Interesse für uns bietet der Umstand, daß OUDEMANS den Versuch HALLER'S, die Acarinen in eine selbständige Gruppe, Acaroidea HALL., auszuschneiden, unterstützen will. Ausser den Gründen HALLER'S, und zwar: Einrichtung der Mundteile und dementsprechend verschiedene Anzahl der Extremitäten tragenden Segmente, Grenze zwischen dem Cephalothorax und dem Abdomen (d. h. nach HALLER zwischen dem zweiten und

dritten Beinpaar), sechsbeiniges Larvenstadium („Caris-Stadium“), — giebt der Autor auch seine Gründe an: das Fehlen des Herzens bei den Acarinen, das Fehlen des Endosternits und besonders die Lage des beweglichen Fingers der Scheren. Die Unzulänglichkeit der Beweise HALLER's ist in meiner Schrift über die Entwicklung von *Ixodes* (Nr. 66) bewiesen worden; was aber die Beweise von OUDEMANS selbst anbetrifft, so verdient von ihnen nur der letzte Beachtung; doch ist natürlich dieses eine Merkmal ohne andere ganz unzureichend, um die Acarinen als eine besondere Gruppe der Arthropoden auszuscheiden. Die ersten zwei Beweise sind, wie bekannt, nach den letzten Beobachtungen falsch. Wenn der letzte Beweis des Autors (l. c. p. 45—46), dass nämlich bei allen Crustaceen, Pantopoden und Acarinen das bewegliche Glied oder der Finger der Scheren sich außen befindet, beim *Limulus* und bei allen Arachniden (außer den Acarinen) aber nach innen gerichtet ist, durch weitere Beobachtungen bestätigt werden sollte, so sind hier zwei Erklärungen möglich: einerseits könnte man, da einige Formen der Gigantotrachea keine Scheren hatten, meinen, dass die Veränderung in dem anfänglichen Verhältnis der beiden letzten Fussglieder zu einander selbstständig in den verschiedenen Gruppen der Arachniden (und der Crustaceen)<sup>1)</sup> vor sich ging; andererseits verändern vielleicht die Cheliceren ihre anfängliche Lage bei der Bewegung nach vorn, wie ich das bei den Pedipalpen gezeigt habe (Nr. 66, p. 67: die gemeinsame Basis der letzteren bewegt sich während der Entwicklung aus der Längsrichtung in Bezug auf den Keimstreifen in die Querrichtung hinüber). Die erste Erklärung scheint mir wahrscheinlicher; jedenfalls ist der Umstand nicht ohne Bedeutung, daß die Scheren eine gewöhnliche Waffe einiger Extremitäten der Krebse und der Arachniden sind und bei den anderen Tracheaten gar nicht vorkommen; wenn wir bei diesen auch derartige Bildungen finden, so spielt hier die Rolle des beweglichen Gliedes nicht das modifizierte Endglied der Extremität, sondern ein stark entwickelter Dorn (eine Borste); im entgegengesetzten Falle aber bildet das vorletzte Glied keinen vorspringenden Fortsatz.

Die Acarinen sind zweifellos Arachniden, wenn auch sehr veränderte und vom Urtypus abweichende; in dieser Abweichung

---

1) Einige Arachniden haben, wie bekannt, gar keine Scheren; diese Formen (*Araneina*, *Phrynus*, einige *Acarina*) haben sie erst sekundär eingebüßt.



äußern sich deutliche Anzeichen der Degeneration und nicht ein Stillstand in der Entwicklung, wie BERNARD (Nr. 5) meint. BERNARD betrachtet die Acarinen als fixiertes Larvenstadium der Arachniden (wahrscheinlich der Araneen); er findet, und zwar auf Grund der Vergleichung der Körpersegmentation bei *Tetranychus tiliarum* HERM. und bei den Spinnen (p. 281), daß den Acarinen am Abdomen einige (sieben) Segmente, welche zwischen dem mit der Genitalöffnung versehenen Segment und zwischen dem Analsegment gelegen sind, fehlen (bei *Tetranychus* findet sich hier nur ein Segment anstatt der acht Segmente der Araneen). Durch das Fehlen dieser sieben Segmente beweist BERNARD einige Eigentümlichkeiten der innern Organisation der Acarinen: er vergleicht das Herz der Acarinen und das Herz der Araneen und findet, daß den ersteren gerade der Teil des Herzens (die ersten zwei Kammern) fehlt, welcher bei den Araneen in den mittleren Abdominalsegmenten liegt; dasselbe findet er auch mit dem Darmkanal und mit dem Bauchganglion. Die Acarinen unterscheiden sich von den Araneen nur in quantitativer, doch nicht in qualitativer Beziehung. Die Angabe von WINKLER über ein provisorisches viertes Beinpaar (*Gamasus*) und die ausschließlich röhrenförmigen, also nach der Meinung BERNARD's primitiveren Tracheen, deren Stigmen im Cephalothorax weit nach vorn gelegen sind, bestätigen nach BERNARD's Meinung seine Ansicht über die Acarinen. Meine Beobachtungen über die Entwicklung von *Ixodes* haben gezeigt, daß die Ansicht von BERNARD auf einer falschen Basis ruht: das Abdomen der Acarinen zerfällt in der Embryonalperiode in eine größere Anzahl Segmente; später verringert sich die Anzahl der Segmente durch Verschmelzung, nicht aber durch unvollkommene Entwicklung; die Körpersegmentation der erwachsenen Acarinen hat gar keine Bedeutung; weiter entspricht die anfängliche Genitalöffnung nicht der definitiven; also können die Betrachtungen des Autors über die Form des Herzens, des Darmkanals und des Nervensystems nicht angenommen werden. Die Ansicht des Autors über das vierte Beinpaar ist mir nicht klar; der Ansicht über die Tracheen widerspricht der Umstand, daß gerade bei den Acarinen, welche sich durch die Lage der Stigmen von den übrigen Arachniden unterscheiden, die Tracheen nicht vor der zweiten postembryonalen Periode auftreten; sie fehlen den Embryonen und den rechtsbeinigen Larven ganz und gar. Auch im gegebenen Falle ist, wie bei der Betrachtung über die Entstehung der Tracheen, die Argumentation von BERNARD nicht

stark und die Kritik der schon feststehenden Fakta ist ungenügend oder fehlt ganz. Wie ich bereits sagte, sehe ich, wie auch die meisten Gelehrten, in den Acarinen stark degenerierte Formen, deren Degeneration sich hauptsächlich in folgenden Eigentümlichkeiten derselben ausspricht: 1) fehlt die Körpersegmentation und alle Abschnitte des Körpers sind zu einem verschmolzen; 2) sind im Zusammenhang mit diesem Merkmal die Muskeln der Körperwandungen degeneriert; 3) ist der abdominale Abschnitt verhältnismäßig unbedeutend; 4) fehlen bei einigen Acarinen die Krallen an den Beinen; 5) hat das Herz, wenn es vorhanden ist, besondere Form, in anderen Fällen fehlt es; 6) sind die Augen schwach entwickelt oder fehlen ganz; 7) fehlen die Coxaldrüsen; 8) fehlt in vielen Fällen das Endosternit; 9) fehlen in einigen Fällen die Tracheen. Andere charakteristische Merkmale der Acarinen, wie die starke Entwicklung der dorsoventralen Muskelbündel, die vollständige Centralisation des Nervensystems, die ausschließlich thorakale Lage der Stigmen, die starke Entwicklung der sogenannten MALPIGHI'schen Gefäße, die Form des Darmkanals, das besondere sechsbeinige Larvenstadium, endlich die große Mannigfaltigkeit der Formen, deuten darauf hin, daß die Acarinen ein äußerster Entwicklungstypus sind, und verdienen gleichfalls Beachtung bei der Analyse ihrer Beziehungen zu den anderen Arachniden-Ordnungen.

Was diese letztere Frage, wie auch überhaupt die gegenseitigen Beziehungen der Arachnidengruppen betrifft, so muß eingestanden werden, daß wir mit der Entwicklung und sogar mit dem Bau der einzelnen Gruppen zu wenig bekannt sind, um solche Vergleiche auf fester Basis machen zu können. Nur provisorisch können wir die eine oder die andere Ansicht über die Beziehungen der einzelnen Arachnidengruppen zu einander äußern. Ebenso wenig verhelfen die paläontologischen Funde der Frage zu ihrer Entscheidung, da die Erhaltung der Weichteile bei der Mehrzahl der Arachniden ganz besonders günstige Bedingungen erfordert; hierdurch erklärt sich wohl auch, daß z. B. in den mesozoischen Ablagerungen Versteinerungen der Arachniden (außer einer zweifelhaften) ganz fehlen; die Solifugen sind als Petrefacten überhaupt unbekannt, dagegen finden sich Acarinen, Pseudoskorpione und Phalangiden (zweifellose Formen) erst in den caenozoischen Ablagerungen (ZITTEL l. c. bearb. von SCUDDER). Wie ich früher äußerte, scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß die Arachniden sich in zwei Zweige geteilt haben; der eine Zweig mit den Skorpionen an der Spitze diente den Pedipalpen und

den Araneen, der andere aber, in welchem Formen, die in der Mitte zwischen den Pseudoskorpionen und den Solifugen stehen, zu den primitiveren Typen gehören, den übrigen Arachniden zum Ursprung<sup>1)</sup>. Bei den ersteren existiert in der embryonalen oder sogar in der postembryonalen Periode ein deutlich segmentierter postabdominaler Abschnitt, als Atmungsorgane dienen Lungen (metamorphosierte Kiemen) und teilweise ihre Modifikationen (Dipneumones); bei den letzteren ist ein postabdominaler Abschnitt nicht zu bemerken (über Cheilifer vgl. Nr. 66, p. 157—158), als Atmungsorgane dienen ausschließlich, und zwar nicht selten baumförmige, Tracheen, die Stigmen sind in vielen Fällen am Cephalothorax gelegen.

Über die Beziehungen der einzelnen Ordnungen in einer jeden der genannten Gruppen, besonders aber in der zweiten, zu einander, kann man bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse von ihrer Entwicklung nur teilweise urteilen. In der ersten Gruppe weichen die Araneen, in der zweiten die Acarinen am meisten ab; auf diese Weise ist das Verhältnis der Araneen zu den Skorpionen in der ersten Gruppe dasselbe, wie in der zweiten das der Acarinen zu den Pseudoskorpionen und den Solifugen. Wenn man von den wenig untersuchten Cyphophthalmiden (und Gibbocellum) absieht, so kann man die Phalangiden als einen Zweig des Urstamms der zweiten Arachnidengruppe, der sich sehr früh löste, betrachten; ihre Ahnen standen wahrscheinlich einigen Anthracomarti (Familie der Architarbidae und Eophryoidae)<sup>2)</sup> aus der Steinkohlenformation sehr nahe.

---

1) Die Stellung der Tardigraden ist, wie mir scheint, noch vollständig unbestimmt (vgl. die Parallele zwischen den Tardigraden und den Insektenlarven bei KENNEL, Nr. 27).

2) Die in der Steinkohlenformation vorkommende Ordnung der Arachniden, Anthracomarti (nach SCUDDER), ist augenscheinlich eine ganz und gar künstliche Gruppe; hierauf weist schon die zu bedeutende Verschiedenheit der Zahl der Abdominalsegmente bei den verschiedenen Repräsentanten der Gruppe (in einigen Fällen 4, in anderen bis 9) hin, das Gleiche ersieht man darauf auch aus dem Vergleich der verschiedenen Ansichten über die Anthracomarti: KAESCH (Nr. 23, p. 558) setzt auf Grund seiner eigenen Beobachtungen voraus, daß Anthracomartus durch die in der Steinkohlenzeit vorkommende *Protolycosa* und den gegenwärtigen *Liphistius* einen direkten Übergang zu den typischen ungegliederten Araneen bildet, das interessante Petrefakt *Kreischeria* aber hält er für eine den jetzigen Tragulidae sehr nahe Form, HAASE aber (Nr. 17) rechnet die

Ich glaube, daß nur solche allgemeine Bemerkungen bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse über die Entwicklung der Arachniden möglich sind; weitere embryologische Untersuchungen müssen vor allem auf die Entwicklung der Solifugen und der Pseudoskorpione gerichtet werden: diese Untersuchungen müssen die vorgeschlagene Teilung der Arachniden in zwei Zweige bestätigen oder umstoßen und müssen das Verhältnis dieser Formen zum Skorpion aufklären.

---

Mehrzahl der SCUDDER'schen Anthracomarti zu den Phalangiden, einen Teil zu den Pedipalpen, Araneen und Chernetiden; SCUDDER (ZITTEL, l. c.) endlich nimmt die Verwandtschaft der Anthracomarti (in weitem Sinne) mit den Pedipalpen und den Chernetiden an (auf die Ähnlichkeit von Kreischeria mit den Pseudoskorpionen deutete vor der Arbeit von KARSCH H. B. GEINITZ).

---

### Die citierten Schriften.

---

- 1) BALFOUR, F. M., Notes on the development of the Araneina. Quart. Journ. of Microsc. Sc., Vol. XX, 1880.
- 2) BARROIS, J., Sur le développement des Chelifers. Compt. rend. hebdom. Acad. Paris, T. 99, 1884.
- 3) — Recherches sur le développement des Araignées. Journ. de l'anat. et de la physiol. norm. et path. de l'homme etc., 1877.
- 4) BEDDARD, F. E., On the possible origin of the Malpighian Tubules in the Arthropoda. Ann. and Mag. of Nat. Hist., (6) Vol. 4, 1889.
- 5) BERNARD, H. M., Some observations on the relations of the Acaridae to the Arachnida. Journ. Linnean Soc. London, Vol. XXIV, 1892.
- 6) — The stigmata of the Arachnida as a clue to their ancestry. Nature, Vol. 49, Nr. 1255, 1893.
- 7) — An endeavour to show that the tracheae of the Arthropoda arose from setiparous sac. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. etc., Bd. 5, 1892.
- 8) BERTEAUX, L., Les poumons des Arachnides. La Cellule, V, 1892.
- 9) BERTKAU, PH., Über den Verdauungsapparat der Spinnen. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 24, 1885.
- 10) CLAPARÈDE, ED., Studien an Acariden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 18, 1868.
- 11) CRONEBERG, A., Über den Bau von Eylaia extendens O. F. MÜLL. etc. (Russisch). Nachr. d. K. Gesellsch. Freunde Naturw., Anthropol. und Ethnogr., T. XXIX, 2. Lief., 1878.
- 12) — Über die Entwicklungsstadien von Galeodes. Zoolog. Anzeiger, 10. Jahrg., 1887.
- 13) DOHRN, A., Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora d. G. von Neap., 3. Monogr., Leipzig 1881.
- 14) FAUSSEK, V., Studien zu der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Afterspinnen (Phalangiidae). Arbeit. aus dem Zoologisch. Laborat. d. K. Univ. zu St. Petersburg, Nr. 3, 1891.
- 15) FERNALD, H. T., The relationships of Arthropoda. Stud. from the Biolog. Laborat. of the Johns Hopkins Univers., Vol. IV, 1890.
- 16) FÜRSTENBERG, M. H. F., Die Krätzmilben des Menschen und der Tiere, Leipzig 1861.

- 17) HAASE, E., Beiträge zur Kenntniss der fossilen Arachniden. Zeitschr. der Deutsch. Geolog. Gesellsch., Bd. 42, 1890.
- 18) HALLER, G., Die Mundteile und die systematische Stellung der Milben. Zoolog. Anzeiger, 4. Jahrg., 1881.
- 19) — Über den Bau der vogelbewohnenden Sarcoptiden (Derma-leichidae). Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 36, 1882.
- 20) HENKING, H., Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von Trombidium fuliginosum HERM. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 37, 1882.
- 21) HOEK, P. P. C., Report of the Pycnogonida. The Voyage of H. M. S. Challenger, Zool., III, 1881.
- 22) JOSEPH, G., Cyphophthalmus duricornis, eine neue Arachniden-gattung aus der Familie der Arthrogasterordnung. Entomol. Zeitschr., 1868.
- 23) KARSCH, F., Über ein neues Spinnentier aus der schlesischen Steinkohle und die Arachniden der Steinkohlenformation überhaupt. Zeitschr. der Deutsch. Geolog. Gesellsch., Bd. 34, 1882.
- 24) v. KENNEL, J., Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden. Schrift. herausg. von der Naturf. Gesellsch. der Un. Dorpat, VI, 1891.
- 25) — Über einige Landblutegel des tropischen America. Zoolog. Jahrbücher, Bd. 2.
- 26) — Lehrbuch der Zoologie, Stuttgart 1893.
- 27) — Sitzungsber. der Dorpater Naturf. Gesellsch., Bd. 9, 1891.
- 28) KINGSLEY, J. S., The embryology of Limulus. P. II. Journ. of Morphol., Vol. VIII, 1893.
- 29) KISCHINOUE, K., On the development of Araneina. Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. Japan, Vol. IV, P. 1, 1890.
- 30) KOENIKE, F., Vorläufige Notiz über die Bedeutung der „Steifdrüsen“, Atax crassipes (MÜLL.). Zoolog. Anzeiger, 4. Jahrg., 1881.
- 31) KORSCHULT, E. und HEIDER, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena, 2. Heft, 1891.
- 32) KOWALEWSKY, A., Ein Beitrag zur Kenntniss der Exkretionsorgane. Biolog. Centralbl., Bd. 9, 1889.
- 33) — Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. Congrès intern. de zoologie, 2. Sess. Moscou, 1. partie, 1892.
- 34) — Über die Exkretionsorgane bei einigen Insekten, Spinnen und Tausendfüßlern (Russisch). Abhandl. der Neuruss. Gesellsch. Naturforsch. Odessa, Bd. 14, 1889.
- 35) KOWALEWSKY, A. und SCHULGIN, M., Zur Entwicklungsgeschichte des kaukasischen Skorpions (Androctonus ornatus). Ibidem, Bd. XI, 1886 (Russisch). Auch in Biol. Centralbl., Bd. 6, 1886—1887.
- 36) KRAMER, P., Über die Typen der postembryonalen Entwicklung bei den Acariden. Arch. für Naturg., 57. Jahrg., Bd. 1, 1891.
- 37) — Grundzüge zur Systematik der Milben. Archiv für Naturg., 43. Jahrg., Bd. 1, 1877.
- 38) LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anat., 2. Abt., Jena 1889.

- 39) LAURIE, M., The embryology of a Scorpion (*Euscorpius italicus*). Quart. Journ. of Microsc. Sc. (N. S.) Vol. XXXI, 1890.
- 40) LOCY, W. A., Observations on the development of *Agelena naevia*. Bull. of the Mus. of comparat. Zoology, vol. XII.
- 41) LOMAN, J. C. C., Über die morphologische Bedeutung der sogen. MALPIGHI'schen Gefäße der echten Spinnen. Tijdschr. der Nederl. Dierkund. Vereen., (2. Ser.) Deel I, 1885—1887.
- 42 a) — Altes und Neues über das Nephridium (die Coxaldrüse) der Arachniden. Bijtragen tot de Dierkunde. Amsterdam, 14. Aufl., 1888.
- 42 b) MAC-LEOD, J., Recherches sur la structure et les significations de l'appareil respiratoire des Arachnides. Arch. de biologie, T. V, 1884.
- 43) MÉGNIN, P., Note sur la faculté qu'ont certains Acariens, avec ou sans bouche, de vivre sans nourriture etc. . . Journ. de l'anat. et de la physiol., 12. Ann., 1876.
- 44) METSCHNIKOFF, E., Entwicklungsgeschichte der Chelifer. Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. 21, 1871.
- 45) MICHAEL, A. D., British Oribatidae. Vol. I, London 1884.
- 46) — Observations on the anatomy of the Oribatidae. Journ. R. Microsc. Soc., (2 Ser.) Vol. III, 1883.
- 47) MONIEZ, R., Contribution de l'histoire naturelle de *Tyroglyphus mycophagus* MEGNIN. Mém. de la Soc. Zool. de France, T. V, 1892.
- 48) MORIN, J., Studien über die Entwicklung der Spinnen (Russisch). Abhandl. der Neuruss. Gesellsch. Naturfor. Odessa, Bd. 13, 1888.
- 49) MOSELEY, N. H., On the structure and development of *Peripatus capensis*. Philosoph. Transact., Vol. 164, 1874.
- 50) NALEPA, A., Die Anatomie der Tyroglyphen. I. Abt. Sitzungsab. Kais. Akad. Wissensch., Wien., Math.-Nat. Klasse, Bd. 90 (I), 1885.
- 51) OUDEMANS, A. C., Die gegenseitige Verwandtschaft, Abstammung und Klassifikation der sogen. Arthropoden. Tijdsch. der Nederl. Dierk. Vereen. (2. S.) Deel. I, 1885—1887.
- 52) PLATEAU, F., Recherches sur la structure de l'appareil digestif et sur les phénomènes de la digestion chez les Aranéides dipneumones. Bull. de l'Acad. Royale de Belgique, (2. Sér.) T. XLIV, 1877.
- 53) — Note sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Phalangides. Ibidem, (2. Sér.) T. XLII, 1876.
- 54) POCKOCK, R. J., Liphistius and its bearing upon the classification of Spiders. Ann. and Mag. of Nat. Hist., (6 Ser.) Vol. X, 1892.
- 55) RAY-LANKESTER, E., *Limulus* and Arachnid. Quart. Journ. of Microsc. Sc., (2) Vol. XXI, 1881.
- 56) v. SCHAUB, V., Über die Anatomie von *Hydrodromus*. Sitzungsab. Kais. Akad. Wissensch., Wien., Math.-Naturw. Klasse, Bd. 97, 1888.
- 57) SCHIMKEWITSCH, W., Etudes sur l'anatomie de l'*Epeira*. Ann. des sciences natur., (6. Ser.) T. XVII, 1884.

- 58) SCHIMKEWITSCH, W., Les Arachnides et leurs affinités. Arch. de biolog. slaves, T. I, 1886.
  - 59) — Etudes sur le développement des Araignées. Arch. de biologie, T. VI, 1885.
  - 60) SCHINDLER, E., Beiträge zur Kenntnis der MALPIGHI'schen Gefäße der Insekten. Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. 30, 1878.
  - 61) STECKER, A., Anatomisches und Histologisches über Gibbocellum, eine neue Arachnide. Arch. für Naturgesch., 42. Jahrg., 1876.
  - 62) STEINMANN, G. und DÖDERLEIN, L., Elemente der Paläontologie, Leipzig 1890.
  - 63) STRUBELL, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Pedipalpen. Zoolog. Anz., 15. Jahrg., 1892.
  - 64) STURANY, R., Die Coxaldrüsen der Arachnoideen. Arbeiten aus dem Zool. Inst. der Univers. Wien, T. IX, 1891.
  - 65) VEJDovsky, F., Sur un organ embryonnaire des Pseudoscorpionides. Congrès intern. de zoologie, 2. Sér., Moscou, 1. partie, 1892.
  - 66) WAGNER, J., Die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus* BR. Arbeiten aus dem Zootom. Laborat. der Kais. Univ. zu St. Petersburg, No. 5, 1894.
  - 67) WEISSENBOHN, B., Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 20 (N. F. 13), 1887.
  - 68) WINKLER, W., Anatomie der Gamasiden. Arbeiten aus dem Zool. Inst. Wien, T. VII, 1888.
  - 69) ZENKER, W., Untersuchungen über Pycnogoniden. Arch. für die Anatomie, Physiol. etc., 1852.
  - 70) v. ZITTEL, K. A., Handbuch der Paläontologie, I. Abt., Bd. 2, 1885, München und Leipzig.
  - 71) ZOGRAFF, N., Materialien zur Kenntnis der Embryonalentwicklung von *Geophilus ferrugineus* L. K. und *G. proximus* L. K. (Russisch). Nachrichten d. K. Gesellsch. Freunde Naturw. Anthropol. und Ethnogr., Moskau, T. XLIII, 1883.
  - 72) — Note sur l'origine et les parentés des Arthropodes, principalement des Arthropodes trachéates. Congrès internat. de zool., 2. Sess., Moscou, 1. partie, 1892.
-



# Die Schuppen der Säugetiere.

Von

**Dr. L. Reh.**

(Aus dem Naturhistorischen Museum zu Hamburg.)

---

## I. Einleitung.

Alle die Autoren, die sich bis jetzt eingehender mit den bei Säugetieren vorkommenden Schuppen beschäftigten, suchten die Bedeutung dieser Gebilde zu ergründen vorwiegend durch das Studium ihrer Histologie und Histogenie. Zwei andere Untersuchungsmethoden, die mir diesen wohl ebenbürtig zu sein scheinen, die systematisch-morphologische und die vergleichend-bionomische, wurden nur nebenbei berücksichtigt. Da meine Stellung an einem größeren Museum mich sozusagen direkt auf die beiden letzteren hinweist, schlug ich sie um so lieber ein, als ich glaubte annehmen zu dürfen, daß eine sie ausführlicher berücksichtigende Arbeit eine willkommene Ergänzung zu jenen anderen liefern könnte.

Ich hoffe daher, daß es mir vergönnt sei, unsere Erkenntnis der Bedeutung der Säugetierschuppen und damit auch der Phylogenie der Haare einen Schritt weiterzubringen.

Es kommt mir also weniger darauf an, neue Daten über den feineren Bau oder die Entwicklung der Schuppen zu bringen. Für mich handelt es sich nur darum, festzustellen:

1) bei welchen Säugetieren, an welchen Körperstellen, in welcher Gestalt und Ausbildung sich Schuppen oder ihnen entsprechende Gebilde nachweisen lassen;

2) inwieweit diese eine Rolle im Leben des betreffenden Tieres spielen.

In dieser Absicht untersuchte ich zunächst die ganze Säugertiersammlung unseres Museums, die ausgestopften wie die Spiritusexemplare und die Bälge. Es war zu erwarten, daß die Ergebnisse keine glänzenden sein würden. Säugetiere pflegt man ja als Bälge aufzubewahren oder auszustopfen. In beiden Fällen ist der vertrockneten Haut, der fest und starr anliegenden Haare wegen nicht viel von Schuppen oder Ähnlichem zu sehen. Und gerade die Sohlen, auf die es mir besonders ankam, sind bei aufgestellten Tieren gänzlich unsichtbar. — Unsere Spiritussammlung ist natürlich von nicht sehr großem Umfange, so daß sie nur wenig die Trockensammlung ergänzen konnte.

Um so größer war daher meine Überraschung, als ich dennoch ein Material in die Hände bekam, wie ich es der mir bekannten Litteratur zufolge kaum erwartet hatte. Ich begann daher mit größten Hoffnungen das eingehendere Studium der Litteratur, wurde aber sehr enttäuscht. Unsere ganze Bibliothek, Band für Band, nahm ich vor und suchte eifrigst, wo Schuppen erwähnt, beschrieben oder gar abgebildet seien. War das Ergebnis absolut immerhin befriedigend, so war es relativ äußerst gering. Es ist in der That unglaublich, wie stiefmütterlich die Schuppen der Säuger von den Systematikern, denn ihnen verdanken wir doch hauptsächlich die Beschreibungen des Äußeren der Tiere, behandelt worden sind. Man kann nur darin eine Entschuldigung finden, daß diese Gebilde systematisch kaum zu verwerten sind.

Ich kann mir nicht versagen, ein Beispiel anzuführen. MERRIAM beschreibt in seiner North American Fauna (65.) 58 Species und Subspecies, von denen höchstens 4 keine Schuppen haben. Trotzdem erwähnt er solche nur einmal, bei *Hesperomys macropus* MERR., und auch da nur nebenbei! Selbstverständlich soll dies kein spezieller Vorwurf sein, denn solcher Beispiele könnte ich unzählige bringen; für das Gegenteil, für einigermaßen regelmäßiges oder genaues Aufzählen bezw. Beschreiben kann ich dagegen überhaupt nur zwei nennen: PETERS, Reise nach Mozambique (10.), und THOMAS, Marsupialia and Monotremata of the British Museum (59.).

Ich glaube, diese Thatsache giebt wohl zu denken!

Ich erwähne dies alles nur, weil ich ausdrücklich hervorheben möchte, daß mein später zu bringendes Verzeichnis der Säuger mit Schuppen nur ein sehr unvollständiges sein kann,

einmal, insofern gewiß noch sehr viele Gattungen fehlen, dann weil selbst bei den erwähnten die topographische wie die morphologische Beschreibung noch sehr viele Lücken aufweisen.

Den Begriff einer Schuppe klargestellt zu haben, ist das Verdienst WEBER's, dem wir überhaupt die ganze Anregung zu allen neueren Arbeiten über diesen Gegenstand verdanken. Nach ihm können wir sie etwa definieren (74. S. 12, 14): Eine Schuppe ist eine flache, nach hinten umgebogene Papille der Lederhaut, die ein bilateral-symmetrisches Gebilde darstellt, an dem man eine pigmentierte Dorsal- und eine Pigment-freie Ventralfläche unterscheidet. Sie ist von einer Epidermis überdeckt, welche die sogenannte Hornschuppe entstehen läßt. — Hiernach sind die entsprechenden Gebilde der Säuger ebenso echte Schuppen, wie die der Reptilien oder die Laufschilder der Vögel.

Ich will noch hinzufügen, daß die Hornschuppen der Säuger selbstverständlich auch den durch ihre Abscheidung bedingten Bau aus konzentrischen Schichten zeigen, wie alle anderen entsprechenden Gebilde.

Auch dürfte nicht unwichtig sein, daß bei Trockentieren sich die Hornschuppe oft leicht von der Papille abheben läßt, da sie nur mit ihrem proximalsten Rande festhaftet, also sonst nicht in sehr innigem Verbande mit ihr steht.

Für die Praxis kann natürlich obige Definition nicht ausschlaggebend sein. Einmal ist nicht immer eine mikroskopische Untersuchung möglich, dann kommen so viele und so verschiedenartige Rückbildungszustände vor, daß oft nur eine oder die andere der Bedingungen erfüllt ist. Gerade das Wichtigste, die Lederhautpapille, die am sichersten die Schuppe von ähnlichen, rein epidermoidalen Gebilden, wie z. B. einer Schwiele, unterscheidet, ist ja nur mikroskopisch festzustellen. Doch kommt uns ein anderes Erkennungsmittel entgegen: eine mehr oder minder regelmäßige Anordnung über einen bestimmten Körperteil hin. Doch kann auch hier, wie überall, nur die Übung des Blickes entscheiden. Indes habe ich, wo überhaupt nur ein Zweifel möglich war, die in der Litteratur gebräuchlichen Ausdrücke: Granulation, Körnelung, Felderung u. s. w. beibehalten oder selbst angewandt. Doch glaube ich, daß in fast allen diesen Fällen, wo ich nicht gerade das Gegenteil hervorhob, echte Beschuppung, wenn auch in modifizierter Gestalt, vorliegt.

---

## II. Historischer Teil.

Bevor ich meine systematischen Ergebnisse bringe, will ich, dem Gebrauche folgend, einige historische Bemerkungen vorausschicken.

Über die Beschreibung von Einzelvorkommnissen habe ich oben (S. 158) schon das Nötige erwähnt. Auch die allgemeinen Zusammenfassungen und Betrachtungen zeigen alle sehr deutlich, wie wenig Wert man diesen Hautgebilden beilegte. Man kennt sie nur von einzelnen Tieren und erwähnt sie da meist in einem Atem mit Haaren, Borsten, Federn, Schwielen, Hufen, Krallen u. s. w. Nur der Hautpanzer der Gürteltiere fand naturgemäß mehr Beachtung, und bei ihm gab man sich auch Mühe, Entstehung und Bedeutung zu erklären.

Der Altmeister CUVIER widmet den Schuppen in seiner „Vergleichenden Anatomie“ mehr als eine Seite, aus der ich einzelne Sätze anführen will: „Die Schuppen sind entweder hörnerne oder knöcherne Blätter oder kleine Platten, welche gewisse Teile des Körpers der Wirbeltiere bedecken. Sie haben mit den Haaren, Federn, Hörnern und Nägeln durch ihre Entwicklungsweise und ihre chemische Beschaffenheit die größte Ähnlichkeit. Die meisten Schuppen könnte man sehr platte, sowie die Haare sehr dünne Hörner nennen. Unter den Säugetieren kommen sie nur bei einigen an gewissen Teilen des Körpers vor. Die Schuppen des Panzertieres sind flache, aus hörnerner Substanz bestehende Nägel. Bei den Gürteltieren sind sie kleine Abteilungen einer kalkigen Substanz, welche von einer dicken, glatten, wie mit einem Firniß überzogenen Oberhaut bedeckt sind. Beim Biber ähneln die Schuppen, welche den Schwanz bedecken, denen, welche an den Füßen der Vögel vorkommen. Dasselbe gilt für die Schuppen des Schwanzes bei den Ratten, Beuteltieren und mehreren anderen Tieren mit Wickelschwänzen“ (1. S. 606—7).

GIEBEL: „Von den Haaren verschieden sind die bei den Säugetieren nur selten auftretenden Schuppen, breite, ganz platte Horngebilde der Epidermis. Ihr Vorkommen beschränkt sich auf den Schwanz einiger Nager und auf das Schuppentier. Der Panzer des Gürteltieres besteht aus knöchernen Schildern, die von einer festen, hornigen Epidermis überzogen sind“ (15. S. 47). Nicht ganz verständlich äußert er sich bei den Edentaten (Monotremen mit eingerechnet): „Von dem dichten, weichen Pelze geht die Haut-

bedeckung durch das trockene, rauhe, struppige Haarkleid in Stacheln, Schuppen und feste Schilder über“ (S. 390).

LEYDIG: „. . . sonst werden haarlose Stellen, insbesondere Schnauze und Sohlenballen, an ihrer freien Fläche von Furchen durchzogen, welche, indem sie in typischer Weise verlaufen, der Oberfläche eine charakteristische Zeichnung verleihen. Man betrachte z. B. die nackte Schnauze des Rindes, wie sie, in längere oder kürzere, eine regelmäßige Gruppierung einhaltende Tafeln zerfällt; analoges zeigt der Schwanz des Bibers, der Ratte u. s. w., sowie über den ganzen Körper weg die fast haarlosen Schuppentiere, Gürteltiere und Dickhäuter“ (16. S. 683).

OWEN: „Only one genus of Mammals (Manis) offers a covering of scales. . . . A few other Mammals show partial deposits of scale-shaped cuticle. Thus, in the tail of the Beaver the epiderm is disposed in hard scale-like plates“ (29. S. 622—23). Außerdem beschreibt er nur noch die großen Schuppen von *Anomalurus*.

MILNE-EDWARDS: „Les écailles imbriquées qui garnissent en dessus le corps des Pangolins sont aussi des produits épidermiques de même ordre que les ongles et les cornes. Des écailles plus ou moins semblables se trouvent en petit nombre sur diverses parties du corps chez d'autres Mammifères (31. S. 38—39).

KERBERT erwähnt nur die „schuppenartigen Hautbedeckungen“ bei *Dasypus* und am Schwanze von *Castor*, die er für analog den Haaren hält, und die „sogenannten »Schuppen« von *Manis*“, die nach ihm „nicht in der Kategorie der wahren Schuppen, sondern in der der »Nägel« unterzubringen sind“ (37. S. 54).

PAGENSTECHER beschreibt ziemlich genau den Panzer der Gürteltiere, dann, beim Biberschwanze, vorwärts etwas eingetiefte Felder, mit fünf- und sechseckigen verhärteten Platten belegt. Andeutungen solcher Beschuppung am Schwanze durch Ringe, Fältchen und Felder der Cutis, aber ohne Hornverdickung der Epidermis, haben nicht wenige Nager und Didelphyden unter Beschränkung der Behaarung“ (42. S. 840). Nach kurzer Erwähnung des *Anomalurus*schwanzes und ausführlicherem Eingehen auf die Schuppentiere fährt er fort: „Die gedachten Schilder und Schuppen, aber auch in etwas schwielig verdickte haarlose, vorgewölbte oder eingesenkte Hautstellen, wie an den Wangen gewisser Affen, dann des *Paca*, *Coelogenys*, sowie auf den Sitzbeinen der Affen mit Gesäßschwielen, welche zum Teil mit zarter, zum Teil aber mit verdickter Hornschicht bekleidet sind, leiten über zu den an

besondere Stellen gebundenen, isoliert vorragenden Hautgebilden, welche man Hörner nennt.“

Die eigentümlichsten Ansichten entwickelt JEFFRIES. Er nennt die morphologische Vergleichung der Laufschilder der Vögel mit den Schuppen der Reptilien „a proceeding totally unscientific“ (45. S. 235). Nach Anführung aller möglichen sogen. „causes“ fährt er fort: „Again the scuta of birds resemble the cutaneous flaps on the opossum's tail to a wonderful degree. . . . Hence, if resemblance is of any value the flaps on the opossum's tail must be scales if scuta are scales. Yet no one would dare to call the former scales“ (S. 236). Einer seiner Hauptgründe gegen Morphologisierung von Federn und Schildern ist, daß erstere auf Papillen entstehen, letztere auf „folds“! (S. 237).

WIEDERSHEIM zählt unter den mannigfachen Epidermisgebilden auch auf: „den Schwanz des Bibers, der Ratte, von Didelphys, von Myrmecophaga“ (52. S. 36). Ob das Hautskelett der Gürteltiere „direkt von jenem der Reptilien abzuleiten sei, erscheint sehr zweifelhaft; viel wahrscheinlicher ist, daß es als selbständige Bildung aufzufassen ist“ (S. 45).

Auf die eigentümlichen, aber interessanten Ansichten von DAVIES (64.) werde ich im letzten Abschnitte eingehen (s. S. 211.)

FLOWER: „True scales, or flat imbricated plates of horny material, covering the greater part of the body, are found only in one family of mammals, the Manidae or Pangolins. Similarly, imbricated epidermic productions form the covering of the under surface of the tail of the flying Rodents of the genus Anomalurus; and flat scutes, with the edges in apposition, and not overlaid, clothe both surfaces of the tail of the Beaver, Rats, and others of the same order, and also of some Insectivores and Marsupials. The Armadillos alone have an ossified exoskeleton“ (73. S. 11).

WEBER führt in seinem Reisewerke auf: „Anomalurus, Myrmecophaga jubata und tamandua, Didelphys, Mus musculus und decumanus, sowie Castor“ (74. S. 19). Er glaubt, Schuppen haben „sich meist nur am Schwanze erhalten; in der Regel nur bei solchen Säugern, deren Schwanz eine Beschränkung in der Behaarung aufweist“ (S. 20).

OGILBY: „On the Pangolins alone, true imbricated scales are present. Similarly imbricated epidermal productions are also found on the tails of many Rodents, such as the Beaver and the Rat; of some Insectivores, such as Myogale; and of some Marsupials, such as the Didelphyidae; among these Groups, however, the

scales are frequently confined to the under surface of the tail. Only the armadillos possess a true bony exoskeleton“ (78. S. X).

ZITTEL erwähnt „die hornigen Schilder und Platten, welche den Rumpf gewisser Edentaten (Schuppentiere), oder den Schwanz mancher Nager (Biber, Ratten), Insektenfresser und Beuteltiere bedecken“, sowie die „Ossifikationen der Cutis“ (76. S. 5) der Gürteltiere und Glyptodonten. Sonderbarer Weise findet sich dagegen bei der Charakteristik der Beuteltiere die Bemerkung: „Die Haut ist stets behaart, niemals mit Dornen, Schuppen oder Schildern versehen“ (S. 87).

Erst DE MEIJERE war es vorbehalten, die große Verbreitung der Schuppen bei den Säugern nachzuweisen (82.) und, was noch wichtiger ist, auch ihr Vorkommen an den Gliedmaßen sozusagen erst zu entdecken. Leider geht er auf letzteres nicht ein. Er erwähnt Schuppen bei:

Halbaffen:	1 Gatt.,	1 Art,
Insektenfressern:	10 „	12 Arten,
Nagetieren:	27 „	33 „
Beuteltieren:	9 „	14 „

Zahnarmen: Maniden, Dasypodiden, Myrmecophaga, Tamandua.

Einen wie großen Fortschritt diese Zahlen auch bedeuten, so zeigt doch meine Liste, sowie meine anderen Ortes (90.) gegebene Tabelle, die selbst unvollständig sind, wie weit sie noch hinter der Wirklichkeit zurückbleiben.

### III. Systematisch-morphologischer Teil <sup>1)</sup>.

#### a) Monotremen.

Echidna: Sohlen mit langen, schmalen Lederhautpapillen (16. S. 698).

Ornithorhynchus: Sohlen mit polygonaler Felderung, beruhend auf Cutispapillen und durchzogen von tiefen Furchen (60. S. 410).

#### b) Beuteltiere.

Notoryctes: Schwanz nur dorsal behaart, an den Seiten und ventral nackt, mit deutlichen Schuppenringen. Sohlen mit lederiger, gefalteter Haut (78. S. 5).

1) Die Reihenfolge und die Gattungsnamen habe ich im allgemeinen nach FLOWER und LYDEKKER genommen.

**Chironectes:** Schwanz mit rhombischen Schuppen, die nach GIEBEL (15. S. 705) und OGILBY (4. S. 57) klein, nach WATERHOUSE (6. S. 113) ziemlich groß sind, wie auch ich sie fand. Sie decken sich wenig, stehen aber in sehr regelmäßigen Diagonallinien. Hinter jeder stehen 3 Haare. Sohlen fein granuliert. Auf der Dorsalseite der Füße konnte ich nur auf den Fingern Granulierung wahrnehmen.

**Didelphys:** Schwanz verschieden dicht behaart, oft so, daß die Schuppen gänzlich unsichtbar werden, aber ebenso oft auch fast nackt; dazwischen natürlich alle Übergänge. Sehr häufig ist auch nur ein mehr oder weniger großer proximaler Teil dicht behaart. — Schuppen sind überall vorhanden, wenn auch in verschiedener Ausbildung. Diese steht im allgemeinen im Gegensatz zu der Behaarung, nicht nur bei verschiedenen Individuen, sondern auch am Schwanze eines einzigen. — Die Schuppen sind verschieden gestaltet, meist rautenförmig oder sechseckig. DE MEIJERE beschreibt bei *D. marsupialis* L. eine eigentümliche Form: ein regelmäßiges Seckseck mit zweilappigem Hinterrand. In jeder der so entstehenden 3 Einbuchtungen stehe 1 Haar, deren mittelstes das längste sei. Die Anordnung ist die gewöhnliche: in Diagonalleihen oder in alternierenden Ringen.

Die Füße sind immer, wenn auch nicht gleich deutlich beschuppt. Die Dorsalseite trägt meist deckende Schuppen, die an den Sohlen nicht immer in Körnelung übergehen; die Zehen sind oben und unten, ähnlich denen der Vögel, mit Schildern bedeckt. Auch hier macht *D. marsupialis* L. (*virginiana* SHAW) insofern eine Ausnahme, als die Zehen ventral eine eigentümliche Übergangsform von sich deckenden Schuppen zu mosaikartiger Körnelung, aber keine Schilder aufweisen. — Bei dieser sp. konnte ich die schönste Schuppenstellung der Haare bis hinauf zum Knie bezw. Ellnbogen verfolgen.

Eigentümlich ist, daß die ganze Beschuppung am wenigsten ausgeprägt ist bei *D. philander* L., der ein Wassertier ist.

Von Wichtigkeit ist ferner, daß bei Embryonen, selbst noch nach dem Erscheinen der Haare, die Beschuppung äußerst un deutlich ist.

**Thylacinus:** Sohlen granuliert (59. S. 257).

**Sarcophilus:** Schwanz dicht behaart, darunter geringelt. Zehen und Sohlen gleichmäßig beschuppt.

**Dasyurus:** Sohlen gekörnelt, bei einigen Arten bestimmt beschuppt. Finger ventral mit Hautringen.



*Phascologale*: Schwanz im allgemeinen so dünn behaart, daß die Schuppenringel sichtbar sind. Hinter jeder Schuppe stehen mehrere Haare, von denen das mittelste das stärkste ist. Hornbelag der Schuppen dick.

Sohlen gekörnelt, Zehen ventral geringelt.

*Sminthopsis*: Schwanz mit noch sichtbaren Schuppenringen. Schuppen groß, mit dicker Hornschicht und je 3—4 gleich großen Haaren.

Sohlen, soweit nackt, granuliert, die hinteren rauher, die vorderen feiner (59. S. 302); Zehen unten geringelt.

*Antechinomys*: Schwanz deutlich beschuppt.

Füße oben ebenso, vorn bis über die Mitte des Unterarms, hinten bis über den Tarsus. Sohlen gekörnelt, Zehen unten geringelt.

*Myrmecobius*. An unserem ausgestopften Exemplar war am Schwanz nicht viel zu sehen. Doch waren mindestens schuppenartige Hautfalten festzustellen.

Sohlen dicht behaart; nur an der Basis der Zehen hat die *Planta* einen nackten Fleck, der fein granuliert ist.

*Perameles*: Schwanz dicht behaart. Die Beschuppung scheint sehr zu wechseln. Bei *P. nasuta* GEOFFR. fand ich den ganzen Schwanz sehr deutlich geringelt, wenn auch die Endhälfte deutlicher geschuppt als die proximale, und PETERS und DORIA unterscheiden die Schwanzschuppen von *P. rufescens* PET. und DORIA als „molto meno convesse, meno ravvicinate, ed a causa della loro maggiore dimensione, meno numerose“, als die im *P. doreyanus* Q. u. G. (41. S. 671). M. SCHMIDT läßt dagegen die Schwanzhaut von *P. lagotis* REID. nur mit Querfurchen versehen sein (26. S. 48) und DE MEIJERE findet bei einem jungen Exemplar von *P. obesula* SHAW keine eigentlichen Schuppen, wenn auch ihr zukünftiger Platz durch die Stellung der Haare (je 3 zusammen, deren mittelstes das stärkste) angezeigt ist. Bei anderen Arten erwähnt er dagegen auch Schuppen, während WEBER wieder für *P. obesula* SHAW und *gunni* GRAY „schuppenlos“ (85. S. 420) angiebt.

Sohlen immer beschuppt, Zehen unten geringelt.

*Phascolomys*: Sohlen granuliert.

*Tarsipes*: Greifschwanz mit deutlichen Schuppenringen. Nach DE MEIJERE sind die Schuppen 4-eckig, mit 3 Haaren am Hinterrande, von denen das mittelste bisweilen stärker ist. — Sohlen granuliert.

*Phalanger*: Greifschwanz mit verschiedenartigster Be-

schuppung. An den nackten Teilen haben wir alle Übergänge von wohl ausgebildeten Schuppen zu schwielenartigen, auch hier wieder ebenso wohl an verschiedenen Individuen, wie am Schwanze eines und desselben. So fand DE MEIJERE bei *Ph. celebensis* GRAY an der Schwanzwurzel nur unregelmäßig stehende, runde Warzen von durchaus radiär-symmetrischem Baue, mit je 3—4 Haaren dahinter oder dazwischen. Der übrige Teil ist dagegen mit glatt anliegenden, sich deckenden Schuppen bekleidet, hinter denen, alternierend, je 2 Haare stehen.

Oft sind deutliche Ringel mit undeutlichen Schuppen, oft auch undeutliche Ringel mit deutlichen Schuppen vorhanden.

Nach dem Ende zu, besonders an der (unteren) Greiffläche werden die Schuppen bzw. Schwielen öfters undeutlich und bei einer unbestimmten sp. unserer Sammlung machen sie hier sogar Tastlinien Platz, während sie dorsal noch ziemlich deutlich sind.

Interessant ist der Befund DE MEIJERE's bei einem Jungen von *Ph. celebensis*. Im Gegensatz zum Erwachsenen (s. oben!) zeigt die Schwanzwurzel sehr regelmäßig alternierende Schuppen, während am übrigen Teile diese erst durch die Pigmentverteilung angedeutet sind. Mir fiel sogar öfters ihr gänzliches Fehlen bei Jungen auf.

Füße oben, soweit ich feststellen konnte, beschuppt. Sohlen meist mit schwielig umgewandelten Schuppen. Bei der oben erwähnten unbestimmten sp. waren auch hier Tastlinien an deren Stelle getreten; dagegen waren die Zehen unten noch deutlich geringelt.

Nach KLAATSCH haben einige sp. die Sohlen gefeldert (60. S. 415).

*Trichosurus*: Die nackte Unterseite des sonst sehr dicht behaarten Greifschwanzes mit schwachen, schwielenähnlichen Schuppen.

Sohlen nach KLAATSCH gefeldert (60. S. 415).

*Pseudochirus*: Schwanz ziemlich dicht behaart; bei einigen Arten ist der ganze Endteil nackt, bei anderen nur unten, bei *P. Albertisii* PET. ein medialer Längsstreifen der Ventralfläche. An diesen Stellen ist immer eine ringförmige Beschuppung erkennbar. Bei *P. Cooki* DESM. fand ich auch die Zehen ventral geringelt.

*Dactylopsila*: Sohlen fein granuliert, Zehen unten geringelt (59. S. 161).

*Petaurus*: Schwanz scheint nicht beschuppt, dagegen sind

es die Füße dorsal und zwar deckend. — Sohlen granuliert, Zehen dorsal und ventral geringelt.

*Dromicia*: Greifschwanz beschuppt, Sohlen fein granuliert, Zehen unten geringelt.

*Acrobates*: Bei 2 Exemplaren unserer Spiritussammlung fand ich den zweizeilig behaarten Schwanz folgendermaßen beschuppt: Die schwach behaarten dorsalen und ventralen Teile waren mit je 3 alternierenden Längsreihen von deutlichen Schuppen besetzt. An den dicht behaarten Seiten waren, wie es schien, je 2 Längsreihen eingesprengt. Merkwürdigerweise fand DE MEIJERE: „geen spoor van schubben, ook niet in de pigmentatie“.

Füße dorsal und ventral beschuppt.

*Phascolarctus*: Sohlen granuliert (59. S. 209).

*Hypsiprymnodon*: Schwanz unter schwacher Behaarung ringförmig beschuppt.

Füße dorsal und ventral deutlich schuppig.

Bei den Embryonen sind die Schuppen deutlicher als bei den Erwachsenen.

*Potorous*: Schwanz mit etwa 4-eckigen Schuppen in Diagonallinien.

Füße dorsal, bis an die Wurzeln deckend beschuppt, ventral beide sehr deutlich mosaikartig, nicht nur die Hinterfüße, wie THOMAS angiebt (59. S. 116). Dasselbe auch beim Embryo. — Zehen ungeringelt.

Schnauze konvex getäfelt.

*Bettongia*: Sohlen der Hinterfüße rauh granuliert (59. S. 104).

*Caloprymnus*: Schwanz dicht und starr behaart, besonders ventral; mit Schuppenringen.

Sohlen der Hinterfüße rauh granuliert (59. S. 114).

*Aeprymnus*: Sohlen rauh granuliert.

*Dendrolagus*: Bei *D. ursinus* MÜLL. Sohlen granuliert.

*Dorcopsis*: Nach der Litteratur (51. S. 149; 82.) soll nur das Schwanzende beschuppt sein. Bei der in unserer Sammlung vertretenen *D. luctuosa* D'ALB. ist dagegen der ganze Schwanz mit deutlichen, sich deckenden, in Diagonallinien stehenden Schuppen geringelt. Unter der Spitze derselben entspringen die Haare.

Sohlen beschuppt.

MIKLUCHO-MACLAY nennt bei seiner Art *D. Beccarii* die Haut der Schnauze schuppig (51. S. 146).

*Lagorchestes*: Schwanz beschuppt.

*Onychogale*: Auf der Abbildung, die THOMAS giebt (59.

Taf. XI, Fig. 7), stehen mindestens die Schwanzhaare bei *O. frenata* in deutlichen Ringen. Das Schwanzende nimmt das eigentümliche Gebilde ein, nach dem die Gattung benannt ist. Bei *O. frenata* und *lunata* GLD. stellt es einen hornigen, kegelförmigen Tuberkel dar, bei *O. unguifera* GLD. ist es flach und gleicht so mehr einem menschlichen Nagel.

*Petrogale*: Schwanz mit kleinen, aber deutlichen, in alternierenden Ringen stehenden Schuppen mit dickem Hornbelage. Unter dem abgerundeten Hinterrande treten nach DE MEIJERE 6—7 Haare hervor.

Sohlen (nur der Hinterfüße?) geschuppt.

*Macropus*: Schwanz verschieden dicht behaart, besonders dicht natürlich die Wurzel; doch konnte ich selbst hier noch bei *M. agilis* GLD. die Schuppen auffinden. Diese bedecken den ganzen Schwanz ringförmig, dachziegelförmig, meist alternierend. Hornbelag verschieden dick.

Bei *M. ualabatus* LESS. und GARN. fand ich die Schwanzschuppen schwielig umgeändert.

Füße dorsal und ventral beschuppt, oft in mehr oder weniger deutlichen Querreihen. An den Sohlen scheinen oft die Hinterfüße bevorzugt, doch fand ich auch fast überall den Handteller mit deutlichen polygonalen Schuppen bedeckt. An den Sohlen der Hinterfüße ist ihre Gestalt verschieden, flach oder erhaben; immer aber in mosaikartiger Anordnung, wenn auch manchmal in sehr regelmäßigen Reihen. Auch hier findet oft schwielige Umbildung statt, wie ich sogar bei einem Jungen von *M. rufus* DESM. unserer Spiritussammlung bemerken konnte. Überhaupt stehen hier die Embryonen den Erwachsenen in der Ausbildung der Schuppen nicht nach.

MIKLUCHO-MACLAY bemerkt bei seiner sp. *M. tibol*, daß die großen Schuppen der Sohle der Hinterfüße nach der Ferse zu abgenutzt waren, so daß die Haut glatt, glänzend und fleckig erschien (50. S. 142).

Derselbe Autor nennt auch bei dieser Art die Haut der Schnauze schuppig. Auf seinen Abbildungen wie auch auf sämtlichen Känguruhabbildungen von THOMAS (59. Taf. 5, 11) ist diese allerdings sehr augenfällige Felderung deutlich gezeichnet. Auch bei vielen Exemplaren unserer Sammlung bemerkte ich dasselbe. Oft wird man thatsächlich an Schuppen erinnert und die Unterschiede zwischen dieser Stelle und der Sohlenhaut sind in der That äußerst gering (s. S. 189.)

## c) Zahnarme.

*Myrmecophaga*: Schwanz sehr dicht, buschig behaart, mit großen, dicht stehenden Schuppen in alternierenden Ringen. Unter dem abgerundeten Hinterrande jeder Schuppe treten nach DE MEIJERE 5—6 Haare hervor.

Füße oben beschuppt.

*Tamandua*: Wickelschwanz mit schwacher Behaarung, besonders an der Unterseite. Schuppen in Diagonalreihen, deckend, groß, dicht, aber individuell sehr verschieden, woher es kommen mag, daß WEBER sie hier kleiner, weniger dicht und weniger scharf abgegrenzt fand, als bei voriger Gattung (74. S. 17).

Bei *T. tamandua* DESM. fand DE MEIJERE andere Verhältnisse an der Schwanzwurzel als an dessen übrigen Teile. Dort waren sie abgerundet, standen viel weniger dicht und hatten je 4—6 Haare, hier 6-eckig, dicht stehend, mit 2—3 Haaren, manchmal auch nur 1.

An der (ventralen) Greiffläche fand ich sie oft schwielenartig.

Füße oben bis zur Wurzel groß und deutlich beschuppt; Sohlen granuliert.

*Cycloturus*: Rollschwanz mit nackter Unterseite, wie es scheint, ohne Schuppen.

*Dasypodiden*: Der Bau des Panzers ist so bekannt, daß ich mich nicht auf alle Einzelheiten einzulassen brauche. Doch möchte ich einige Punkte hervorheben.

Von den meisten Autoren, insbesondere von denen, die über die Bedeutung des Panzers arbeiteten, so auch von RÖMER, wird die, auch von Systematikern selten oder nur vereinzelt berührte Thatsache außer acht gelassen, daß die Gürteltiere am ganzen Körper bepanzert sind, nicht nur an den dem Lichte zugekehrten Seiten. Auch der Bauch, die Innenseite der Gliedmaßen, die Kehle, die Sohlen u. s. w. sind mit den dieser Familie eigentümlichen Hautgebilden bedeckt. Allerdings treten uns hier nicht die wohl ausgebildeten, scharf umgrenzten Platten entgegen, wie an den anderen Stellen, sondern einzeln, aber auch meist in (Quer-)Reihen stehende Schildchen, Warzen, sogen. Schwielen, Granulationen u. s. w., durchaus ebenso gestaltet wie die von den Autoren mit diesem Namen bezeichneten Bildungen bei anderen Tieren (s. Fig. 5). Auch die Lederhaut bildet ihnen entsprechende Verknöcherungen, die ebenfalls einzeln bestehen bleiben und sich nicht so weit radiär ausdehnen, daß sie miteinander verschmelzen. Auch scheint

hier die Knochenbildung ontogenetisch später einzutreten, als am Rücken.

Die echte Schuppennatur dieser Gebilde steht um so mehr außer Zweifel, als ihnen durchaus gleichgestaltete auch an anderen Stellen des Körpers vorkommen, oft zwischen die eigentlichen Panzer-elemente eingesprengt, wie auf den Ohren, den Schultern und, besonders bei *Xenurus*, am Schwanze.

Diese, dem Lichte abgekehrten Seiten sind nun embryonal viel dichter und regelmäßiger gepanzert als beim Erwachsenen, so daß selbst deutliche Quergürtel, die sich sogar etwas überlagern, vorhanden sind (s. Fig. 5). Während aber die dorsale Panzerung sich später weiter ausbildet, bleibt die ventrale stehen bzw. wird rückgebildet, so daß schließlich die Unterschiede so groß sind, daß letztere gänzlich übersehen wird.

In Bezug auf Zahl, Stellung, Anordnung u. s. w. der Haare kann ich auf RÖMER und DE MEIJERE verweisen. Nur das will ich bemerken, daß die minder bepanzerten Teile dicht mit verschieden großen Borsten besetzt sind, die meistens scheinbar auf den Schuppenrudimenten stehen, daß die echt gepanzerten Teile dagegen dünn mit einzelnen schwachen Haaren, die hinten und zwischen den Schildern heraustreten, besetzt sind.

Nur vereinzelt finden sich bei Gürteltieren gekielte Schuppen, wie z. B. am Schwanze von *Dasypus pepa* DESM., der dadurch zuletzt sogar 6-eckig wird.

*Glyptodontidae*: Der Panzer besteht aus Querreihen polygonaler, ursprünglich wohl 6-eckiger, rauher, höckeriger Knochenplatten mit eigentümlicher Skulptur, die beweist, daß sie z. T. aus einzelnen, kleineren Plättchen verschmolzen sind. Getrennt sind sie durch Nähte, die mit dem Alter in der Mitte des Panzers verwachsen, an den Seiten aber bestehen bleiben, so daß hier selbst Spalten entstehen können, die nach der Ansicht der meisten Autoren die letzten Reste einer früheren Quergürtelung darstellen, nach wenigen anderen aber den ersten Anfang. Besonders deutlich sind diese Ringe bei der Gattung *Schistopleurum*, bei der *Nodor* sogar an den Seiten eine Andeutung einer Trennung in ein vorderes und ein hinteres Schild beobachtet haben wollte (23. S. 139).

So könnten vielleicht auch die Gattungen *Hoplophorus*, deren Panzer aus regelmäßig angeordneten Längs- und Querreihen besteht, und *Thoracophorus*, mit isolierten Knochenplatten, frühere Stadien darstellen.

Wohl ziemlich bestimmt dürfen wir behaupten, daß die Knochenplatten mit Horntafeln belegt waren, die ihnen aber nicht kongruent waren, wie BURMEISTER (22. S. 321) annimmt. Wenigstens ist dies bei den jetzt lebenden Gürteltieren nicht der Fall.

Ein Bauchpanzer scheint trotz der entgegenstehenden Behauptungen BURMEISTER's (32. S. 250) und LYDEKKER's (73. S. 202) nicht vorhanden gewesen zu sein, wohl aber (letzte?) Spuren eines solchen: „El vientre quedaba á descubierto, y en algunas especies con pequeños huesecillos irregulares y sueltos implantados en la piel como los presentan en distintas partes del cuerpo los armadillos actuales“ (63. S. 769) (vergl. Fig. 5).

Überall auf den Knochenplatten finden sich flache Gruben, in denen nach BURMEISTER Borsten steckten (22. S. 320 und 32. S. 258). Mir scheint dies nicht recht wahrscheinlich, daß da Haare, oder sogar Borsten hätten gedeihen können. Die Wurzeln derselben mußten doch unbedingt unterhalb des Knochenpanzers sich befinden, wie es auch bei den Gürteltieren der Fall ist, wo die Haare durch ein Loch desselben hindurchtreten. So vermute ich eher in den zahlreichen Löchern zwischen den Knochenplatten, die genau so gelagert sind wie die entsprechenden der Gürteltiere, die Austrittsstellen der Haare. Leider konnte ich weder bei ZITTEL noch bei AMEGHINO eine diesbezügliche Notiz auffinden.

Im übrigen besitzt der Panzer der Glyptodonten keinen besonderen phylogenetischen, sondern mehr einen morphologischen Wert, da diese Familie nur ein Seitenzweig derselben Stammgruppe ist, von der wir auch die Gürteltiere ableiten müssen (s. S. 206—7). Über jene selbst wissen wir leider nichts.

Maniden: Auch hier brauche ich nicht auf alle Einzelheiten einzugehen, sondern kann nur das Belangreiche hervorheben.

Die Schuppen weisen viele Verschiedenheiten auf. Bei einigen Arten, wie *M. tricuspis* RAFINESQUE, sind sie dünn, biegsam, elastisch, bei den meisten anderen dick, fest, massig. Meist sind sie gefurcht oder vielmehr eigentlich gerippt, in der Mitte sogar gekielt. Dieser Kiel läuft oft in eine mehr oder weniger feine, selbständige Spitze aus. — An den Seiten, besonders des Schwanzes sind sie oft krallenartig zusammengebogen.

Die Beschuppung erstreckt sich nicht über den ganzen Körper. Die vom Lichte abgekehrten Seiten zeigen, wenigstens beim Erwachsenen, keine Spur davon. Interessant wäre eine darauf gerichtete Untersuchung bei Embryonen, die mir nicht möglich war.

Meist stehen die Schuppen in deutlichen, alternierenden

Längs- und Querreihen, wobei der merkwürdige Unterschied zwischen asiatischen und afrikanischen statthat, daß bei ersteren die Mittelreihe der Schuppen bis ans Schwanzende geht, bei letzteren sich etwa 5 Schuppen vorher in 2 seitliche Reihen spaltet.

Die Anzahl der Schuppen schwankt individuell in gewissen Grenzen. Die Unterseite des Schwanzes ist öfters nackt, besonders am Ende, und zwar, was ebenso interessant wie natürlich ist, nur bei den kletternden (s. S. 195).

An den Sohlen finden sich schwierige Schuppen-Umbildungen.

Für die Bionomie des Tieres ist es von Interesse, daß die Schuppen willkürlich sträubbar sind und zwar durch eigene quer-gestreifte Muskeln (16. S. 713).

Die Haare treten an den Seitenrändern der Schuppen hervor, wie ja leicht begreiflich ist. Auch hier besteht wieder der eigentümliche Unterschied, daß die asiatischen Arten während ihres ganzen Lebens Borsten besitzen, die afrikanischen nur als Junge (44. S. 195).

#### d) Zahnwale (70.).

*Neomeris phocaenoides* GRAY: Auf dem Rücken eine zusammenhängende Decke, etwa 5 cm breit, 60 cm lang, von Längs- und Querreihen von etwa 5 mm langen, 3—4 mm breiten Platten, die durch Rinnen getrennt sind. Auf jeder Platte ein aus mehreren, konzentrisch übereinander liegenden Schichten bestehender Tuberkel, in der Mitte mit einer feinen Grube, „aus der hier und da ein starrer, kurzer, stabförmiger Körper herausragt“, über dessen Natur sich KÜKENTHAL nicht ausläßt. Ich glaube, hierin ein Haar oder wenigstens den Rest eines solchen vermuten zu dürfen.

Vereinzelte Platten auf der Dorsalfläche des Kopfes, „besonders regelmäßig um das Spritzloch herum“.

„Eine Plattenreihe am Radialrande der Vorderflossen“ und eine auf der Schwanzwurzel.

Auch beim Embryo fand KÜKENTHAL diese Gebilde, jedoch erst in Gestalt von Tuberkeln, „noch nicht in Platten differenziert“. Hinzu treten noch „eine Unmenge sehr feiner Tuberkeln am Kopfe, sowohl am Ober- wie am Unterkiefer“.

*Phocaena*: Die Hautpanzerreste treten in verschiedener Ausbildung auf. Bei *Phoc. spinipinnis* BURM. zieht sich von der Dorsalmittellinie des Rückens eine Tuberkelreihe auf den Vorder-



rand der Finne über, wo sich ihr noch 2 seitliche regelmäßige Reihen und auf jeder Seite einige unregelmäßig zerstreute Tuberkel zugesellen (21. S. 229). Bei *Ph. communis* Cuv. (*tuberculifera* GRAY) erhält sich nur noch die Mittelreihe auf der Finne (20. S. 319).

WEBER macht indes diesen Gebilden den Rang von Schuppen streitig, da sich die Lederhaut nicht an ihnen beteilige (74. S. 20, Anm.).

*Globiocephalus*: Bei einem *Gl. macrorhynchus* GRAY fand KÜKENTHAL ebenfalls nur die Mittelreihe der Finne.

*Delphinopsis* †: Nach JOH. MÜLLER ist bei *D. Freyeri* der größte Teil der Vorderflosse von Plättchen bedeckt (12. S. 86), die er für Hautknochen hält, während H. VON MEYER sie für mineralische Bildungen, vergleichbar den Pisolithen, erklärt, entstanden möglicherweise unter dem Einflusse der organischen Substanz der Flosse (19. S. 229).

#### e) Huftiere.

Speziell bei den Dickhäutern sieht man die Haut zerspalten in mehr oder minder regelmäßige Tafeln, die sich immer im Zusammenhange loslösen (42. S. 339). LEYDIG vergleicht sie direkt mit den echten Schuppen (16. S. 683).

Besonders regelmäßigen Anschein haben sie bei *Rhinoceros*, wo GIEBEL bei *Rh. javanicus* Cuv. (15. S. 205) 5- bis mehrseitige, mosaikartig gelagerte Schildchen, und bei *Rh. unicornis* L. (S. 207) rundliche Schilder und Warzen anführt.

Außer diesen finden sich noch kleine warzenähnliche Tuberkel, die ANDERSON bei *Rh. sumatrensis* Cuv. ausführlich beschreibt. Sie sind klein, etwa 3 mm im Durchmesser, flach und von einem Sulcus umgeben, in dem gewöhnlich 4 Borsten stehen (33. S. 131).

#### f) Nagetiere.

*Anomalurus*: Schwanz sehr dicht behaart, mit feinen Schuppenringen. Die Ventralfläche des ersten Drittels zeichnet sich aus durch die bekannte Spezialisierung der Schuppen. Es haben sich diese sehr vergrößert und verstärkt, indem sie sich zugleich seitlich zusammenbogen, so daß eine starre, nach hinten gerichtete, deutlich abgesetzte Spitze entsteht.

Es sind ihrer etwa 15—16, die in zwei Längsreihen stehen, sich etwas dachziegelförmig überlagernd. Nach GERVAIS (48. S. 105)

stemmt das Tier sie beim Klettern gegen die Baumrinde, sie gewissermaßen als Steigeisen benutzend (34. S. 89; 75. S. 449). ROCHEBRUNE widerspricht dem jedoch (s. S. 195).

*Sciurus*: Schwanz sehr dicht und lang behaart. Schuppen in großer Verbreitung. Die Litteratur läßt einen hier völlig im Stich. Die einzige Notiz hierüber fand ich bei WEBER, der sagt: „Auch die arborikolen Sciuriden haben schuppenlose Schwänze“ (85. S. 420). Da wir in unserer Sammlung fast nur Trockenmaterial besitzen und die Untersuchung gerade hier auf die größten Schwierigkeiten stößt, hatte ich fast keine Hoffnung. Um so mehr war ich überrascht, sehr häufig Schuppen zu Gesicht zu bekommen. Überall, wo die Schwanzhaut sichtbar zu machen war, fand ich Schuppen, im ganzen bei etwa 20 Arten. Ihre Ausbildung war eine sehr verschiedene. In wenigen Fällen waren sie vollkommen deutlich, deckend, in der Mehrzahl dagegen gerade noch zu erkennen, bei einigen aber kaum noch eine Spur. Dagegen war die Ringelung der Schuppen bezw. Haut überall vollkommen deutlich, wenn auch erst in der letzten Hälfte des Schwanzes.

Gerade hier fiel mir besonders die individuelle Variabilität auf. Während z. B. manche Individuen einer Spezies vollkommen entwickelte Schuppen besaßen, konnte ich bei anderen keine Spur mehr davon entdecken, während wieder andere alle Übergänge zeigten.

An den Gliedmaßen ist die Untersuchung wegen der dicht und straff anliegenden Haare fast unmöglich. So konnte ich auch nur bei 3 Exemplaren auf der Oberseite der Füße Schuppen nachweisen, teilweise allerdings sehr deutlich, in Querreihen, bis zur Wurzel hinauf. Die Zehen sind unten geringelt, die Sohlen nach KLAATSCH (60. S. 421) bei einigen mit Warzen.

*Xerus*: Bei dem einzigen, unbestimmten, Spiritusexemplar unserer Sammlung war der Schwanz sehr deutlich unter der dichten Behaarung geringelt. Auch die Gliedmaßen fand ich oben deutlich beschuppt, die Zehen unten geringelt, die Sohlen dagegen glatt. An vielen Stellen der Körperhaut konnte ich wahrnehmen, wie die Haare in alternierenden Reihen von 4—5-zähligen, geradlinig angeordneten Gruppen standen.

*Tamias*: Schwanz und Gliedmaßen wie *Xerus*.

*Pteromys*: Die Zehen schienen mir ventral undeutlich geringelt.

*Cynomys*: Schwanz sehr dicht behaart, mit Ringen von großen, deckenden Schuppen.

Füße oben bis zur Wurzel mit Querreihen von großen, deckenden Schuppen, an den hinteren noch besser entwickelt als an den vorderen. Zehen oben deutlich, unten undeutlicher geringelt. Sohlen glatt.

*Spermophilus*: Schwanz und Gliedmaßen wie bei *Cynomys*.

*Haplodon*: Zehen unten stark geringelt.

*Castor*: Beim Erwachsenen ist der Schwanz sehr dünn behaart, fast nackt, mit sehr großen, rhombischen, sich schwach deckenden Schuppen. Es sind dies echte Horngebilde, nicht, wie vielfach behauptet wird und ich selbst früher glaubte (90.), Hautfalten. Besonders der überlagernde Hinterrand tritt frei hervor und ist fest, elastisch, hell durchscheinend wie echtes Horn.

Beim Jungen ist die Behaarung bedeutend dichter, nach DE MEIJERE ungefähr 8 Haare hinter jeder Schuppe. Diese selbst sind dagegen weniger entwickelt, besonders in der proximalen Hälfte, wo sie noch durch Hautfalten getrennt sind, während sie in der distalen schon rhombisch werden und eng aneinander schließen.

Die Füße sind sehr dicht behaart, bei unseren Exemplaren von *C. fiber* L. sehr deutlich deckend beschuppt, bis zur Wurzel, während nach DE MEIJERE die Vorderfüße eines jungen *C. canadensis* KUHL keine eigentlichen Schuppen, nur Schuppenstellung der Haare zeigten. — Offenbar ist dies mehr ein Jugend- als ein Speciescharakter.

*Myoxus*: Nach KLAATSCH Sohlen mit zahlreichen Warzen (60. S. 422).

*Hydromys*: Schwanz verschieden dicht behaart, doch immer die sich deckenden Schuppenringe sichtbar.

*Xeromys*: Schwanz mit sehr kleinen, unregelmäßig gelagerten Schuppen, von denen 20—22 auf 1 cm gehen (62. S. 248). Zehen ventral beschuppt.

*Gerbillus*: Schwanz mit kleinen, in alternierenden Ringen stehenden Schuppen (15—20 auf 1 cm).

Sohlen fand ich bei *G. leucogaster* PET. beschuppt.

*Pachyuromys*: DE MEIJERE erwähnt, daß bei *P. Duprasii* LATASTE, juv., der Schwanz nicht beschuppt sei, aber deutlich alternierende Haargruppen trage. Ob hier nicht ebenfalls ein Jugendcharakter vorliegt, und das erwachsene Tier Schuppen besitzt?

Auf den Füßen seien die Spuren (doch wohl eigentlich Anlagen?) der Schuppen sehr deutlich.

*Mystrormys*: Nach NOACK ist bei *M. longicaudatus* NOACK der Schwanz undeutlich, nicht schuppig geringelt (54. S. 247).

*Otomys*: Schwanz kurz, aber dicht behaart, mit alternierenden, großen Schuppenringen.

Füße oben deutlich beschuppt, Zehen unten geringelt, Sohlen glatt.

*Malacomys*: Schwanz beschuppt.

*Dendromys*: Greifschwanz fein und kurz, aber dicht behaart, mit feinen, alternierenden Schuppenringen, die bei *D. pumilio* WAGN. auf dem dorsalen Schwanzende, das allein greift, in große, flache Hautringe, ohne Schuppen übergehen, oder, nach NOACK, „in Muskelringe“ (72. S. 30).

Gliedmaßen deutlich beschuppt.

*Steatomys*: Schwanz dicht behaart, sehr fein geringelt, 12 Ringe auf 5 mm, über 100 am ganzen Schwanze (10. S. 164).

Zehen ventral geringelt.

*Lophyuromys*: Schwanz mit 4-eckigen Schuppen mit je 3 Haaren.

*Megalomys*: Schwanzschuppen fast 4-eckig, mit je 3 Haaren.

*Sitomys*: Schwanz mit Schuppenringen.

*Acodon*.           "           "           "

*Cricetus*: Schwanz dicht behaart und sehr fein beschuppt, etwa 25—30 Ringe auf 1 cm. Nach DE MEIJERE soll bei *Cr. vulgaris* DESM. der Schwanz nicht beschuppt sein, was meinen Befunden und der ganzen Litteratur widerspräche, wenn nicht, wie anzunehmen, individuelle Variation vorliegt.

Füße dorsal beschuppt.

*Hesperomys*: Behaarung und Beschuppung des Schwanzes sehr wechselnd, doch letztere immer sichtbar. Die Schuppen stehen in Ringen, sind schwach deckend, manchmal äußerst klein, dann aber auch wieder recht groß. Im Durchschnitte stehen 3 Haare hinter jeder Schuppe, von denen das mittelste meistens das größte ist, bei *H. brasiliensis* WATERH. nach DE MEIJERE sogar doppelt so lang als die beiden seitlichen.

Die Füße scheinen dorsal immer beschuppt zu sein, die Zehen ventral geringelt; auch fand ich öfters die Sohlen beschuppt. — Bei einem unbestimmten Spiritusexemplar sah ich von allen meinen Befunden die schönste Beschuppung der Gliedmaßen, schöner fast noch als bei *Dasypus*, sehr erinnernd an die des Pinguin, weshalb ich, ohne weitere Beschreibung, beide im Bilde zusammenstelle (s. Fig. 1—4).

*Oxymycterus*: Schwanz mit Ringen von großen, deckenden Schuppen. Wenigstens die Hinterfüße dorsal beschuppt.

*Ichthyomys* (83.): Zehen dorsal und ventral geringelt, an letzterer Stelle größer, aber teilweise die Schilder noch aufgelöst in kleine Tafeln. — Sohlen chagriniert.

*Sigmodon*: Schwanz fein geringelt. — Sohlen granuliert.

*Rheitrodon*: Schwanz so lang und dicht behaart, daß die Schuppenringe nicht immer sichtbar sind.

Zehen ventral beschuppt.

*Ochetodon*: Schwanz schuppig geringelt.

Sohlen der Hinterfüße netzförmig granuliert (39. S. 123).

*Neotomma*: Schwanz sehr verschieden, von fast nackt bis zu außergewöhnlich dicht behaart, mit feinen Schuppenringen.

*Hypogeomys*: Schwanz beschuppt.

*Brachytarsomys*: Schwanz mit Schuppenringen.

*Hallomys*: Schwanz dicht behaart, mit sehr deutlichen Ringen von großen Schuppen.

*Eliurus*: Schwanz im ersten Drittel schuppig, dann langhaarig (83. S. 465).

*Phenacomys*: Zehen ventral beschuppt.

*Arvicola*: Schwanz im allgemeinen dicht behaart, bei einigen Arten sogar mit Pinsel, so daß die Schuppen oft verborgen sind. Diese in alternierenden Ringen, klein bis oft undeutlich, nach DE MEIJERE jedoch mit dickem Hornbelage. Bei *A. amphibius* L. zählt dieser Autor hinter den 4-eckigen Schuppen je 4—5 Haare, von denen die äußersten die schwächsten sind.

Füße dorsal meistens beschuppt, auch an den Sohlen zwischen den Wülsten, mit Ausnahme von *A. amphibius*, deren Sohlen nach BLASIUS nur Runzeln und Falten aufweisen (14. S. 346), und *A. subterraneus*, der Art, die „ausschließlich unterirdisch“ lebt, als die andere Arten (S. 393), mit nackten und runzeligen Sohlen der Vorderfüße und „unregelmäßig schuppig punktierten“ Hintersohlen (S. 389). — Die Beschuppung der Sohlen der Hinterfüße ist im allgemeinen stärker als die der Vorderfüße. — Zehen ventral geringelt oder geschildert.

*Evotomys*: Zehen ventral geringelt.

*Myodes*: Schwanzstummel mit Schuppenringen. Füße oben sehr deutlich beschuppt, Zehen dorsal und ventral mit Ringeln.

*Fiber*: Schwanz nach PRINZ VON WIED „mit schmalen, häutigen Querringen, die aus Hautschuppen zusammengesetzt sind“ (18. S. 122), nach COUES mit netzförmigen Schuppen, die in nicht

regelmäßigen Ringen, sondern mehr in Quincunx stehen (39. S. 254). Ich fand große, deutliche, hinten abgerundete, sich deckende Schuppen in alternierenden Reihen; nach DE MEIJERE je 3 kurze, dünne, anliegende Haare.

Sohlen „not granular, nor obviously reticulate“.

*Siphneus*: Schwanz schuppig.

*Deodomys*: Schwanz in der ersten Hälfte fast nackt; dann wird er gegen das Ende zu immer dichter behaart, mit feinen, aber deutlichen Schuppenringen, 12—15 auf 1 cm, die gegen die Schwanzspitze hin unsichtbar werden.

*Mus*: Alle Verhältnisse sind sehr wechselnd, auch individuell. Die Behaarung des Schwanzes ist meistens schwach, kann aber auch stärker werden, so daß sogar die Schuppen nicht mehr sichtbar bleiben, wie z. B. bei *M. minutus* PALL. Dasselbe Resultat kann nur für die Endhälfte erreicht werden durch Bildung eines Pinsels, wie z. B. bei *M. hirsutus* GRAY. Die Schuppen stehen fast immer in alternierenden Ringen, wobei bald sie selbst, bald letztere deutlicher sein können. Im allgemeinen sind sie klein, über 15 auf 1 cm, so daß *M. rattus* L. und *decumanus* PALL. bis 260, und selbst die kleine *M. musculus* L. bis 200 Schuppenringe zählen können. Selten sind sie groß, oder gar, wie bei *M. nativitatis* THOMAS (57. S. 533) sehr groß, oft aber mit dickem, bei Trockenexemplaren leicht ablösbarem Hornbelage. Ihre Gestalt ist meist 4-eckig oder quadratisch, seltener rhombisch oder 6-eckig, bei *M. nativitatis* 3-eckig, bei einigen Arten, wie z. B. *M. rattus* und *decumanus*, herzförmig, mit der Spitze proximal, in der Haut, der Basis distal frei hervorragend. In der Einkerbung sitzt dann ein stärkeres Haar.

Ihre Anordnung weist von deckend bis zu mosaikartig alle Übergänge auf. Im allgemeinen bekleiden sie den ganzen Schwanz gleichmäßig gut ausgebildet. Nur bei der kletternden *M. rex* sind sie ventral schärfer markiert, wie überhaupt eigenartig spezialisiert: „the scales not overlapping, but forming prominent projections, which give to the whole tail an extraordinary roughened rasp-like character, most marked, however, on the underside and gradually fading off towards the tip“ (56. S. 480). Bei der grabenden *M. imperator* ist dann die Schwanzspitze völlig nackt.

Im Durchschnitt stehen 3 Haare hinter jeder Schuppe, von denen das mittelste gewöhnlich das stärkste ist. Interessant ist, daß diese Dreistellung der Haare am Mäuseschwanz nicht nur der einzige derartige Befund ist, der von einem Nichtsystematiker

beschrieben wurde, sondern daß dies überhaupt die erste Notiz ist, die ich in dieser Beziehung fand. Professor ARNSTEIN sagt in seiner Beschreibung der Nerven des Mäuseschwanzes: „Die Haarbälge sind in Reihen angeordnet, die in der nicht aufgeschnittenen Schwanzhaut Kreise bilden, und zwar so, daß zwischen je 3 Haaren ein Zwischenraum bleibt, während die zu einer Gruppe gehörigen Haarbälge so nahe aneinander gerückt sind, daß ihre Talgdrüsen sich berühren. Die Reihen der Haare sind also diskontinuierlich und parallel zu einander“ (36. S. 208).

Auch an den Füßen ist die Ausbildung sehr wechselnd. Horn- oder Hautschuppen oder -tafeln, aber auch Körnelungen oder sogen. Warzen finden sich überall dorsal und ventral, an ersterer Stelle oft noch in Querreihen. Auch die Zehen sind dorsal und ventral wohl immer geringelt, wenn auch nur mit Querringen, die durch die Haare markiert werden.

Auch an den Füßen stehen für gewöhnlich hinter jeder Schuppe, bzw. ihrem früheren Platze 3 Haare, von denen das mittelste das stärkste ist, wie es in neuester Zeit z. B. JENTINK auf Prof. WEBER's Anregung hin für seine neue Art für *M. armandvillei* beschrieben hat (80.).

Einen eigentümlichen, anormalen Befund der Hautbildung beschreibt GASKOIN von einer Hausmaus-Familie, die er *Mus musculus*, var. *nudo-plicatus* nennt. Einige Sätze will ich wörtlich anführen:

„These animals were totally destitute of hairs; the external integument pinkish white, and formed into coarse prominent plicae or duplicatures of itself, transversely traversing the body in an undulated shape and increasing in width and projection as they descended from the dorsum. — They were on the sides of the body in a degree symmetrical; and on the face and head, particularly so“ (13. S. 39).

Sollten wir es hier nicht vielleicht mit atavistischen Bildungen zu thun haben, wie besonders die Abbildungen immerhin denkbar machen? Es erinnern thatsächlich die Hautfalten des Rückens außerordentlich an Quergürtel, und die der Stirn und des Gesichts an die Anordnung der Panzerplatten der Reptilien und Gürteltiere an diesen Stellen.

*Leimacomys*<sup>1)</sup>: Schwanz schuppig geringelt, kurz und borstig behaart (84.)

---

1) Da mir die Beschreibung dieser Gattung nicht mehr zugänglich ist, stelle ich sie, um sie doch irgendwo unterzubringen, hierher.

*Pseudomys*: Schwanz geringelt.

*Nesocia*: Schwanz mit 4-eckigen Schuppen, hinter deren jeder 3 Haare.

*Hapalomys*: Schwanz mit Ringen von großen 4-eckigen Schuppen.

Sohlen geschuppt, Zehen ventral geringelt.

*Pelomys* PET. (s. *Golunda* GRAY): Schwanz stark geringelt, 5—6 Ringel auf 1 cm, 170—180 am ganzen Schwanz (10. S. 157).

Sohlen beschuppt, Zehen ventral geringelt.

*Uromys*: Schwanz wenig behaart, mit mosaikartig stehenden, bei den verschiedenen Arten verschieden großen Schuppen, die bei *U. rufescens* ALSTON konvex, halbkreisförmig sind, aber in Ringen stehen (38. S. 124).

*Chiruromys*: Schwanz mit mehr oder weniger 5-eckigen oder rhombischen Schuppen in Diagonalreihen, nicht in Ringen, „somewhat like the dorsal scales of a snake“ (55. S. 237). Schwanzspitze aufwärts gebogen, ohne Schuppen, quer gefurcht, greifend.

*Hapalotis*: Schwanz mit großen, dicken Schuppen, die sich nicht decken; pinselförmig behaart.

Zehen wenigstens bei *H. Boweri* RAMSAY ventral geringelt (53. Taf. 18, Fig. 6, 7).

*Ac(anth)omys*: Schwanz mit kurzen, dicken Borsten; darunter sehr deutliche, (etwa 1 mm) große Ringel, aber ohne Schuppen, deren Stellung durch je 2—3 zusammenstehende Haare angedeutet wird. Bei Embryonen sind öfters noch Schuppen unterscheidbar. NOACK, der dieselben Exemplare von *Ac. cahirinus* GEOFFR. beschrieb, die mir vorliegen, läßt beim Erwachsenen die „Schwanzringe bestehen aus ineinander gesteckten, knorpeligen Röhren“, beim Embryo „aus mehrfach noch getrennten Schuppen, die beim erwachsenen Tiere verschwinden“ (72. S. 19).

Sohlen kaum beschuppt, Zehen ventral geringelt. Die Dorsal-seite der Vorderfüße beschuppt, die der Hinterfüße nur beim Embryo.

Bei diesem stehen am ganzen Körper, besonders aber auf dem Rücken, die gerade hervorbrechenden Haare in schönster Schuppenstellung, indem je 3—5 dicht nebeneinander stehen, in der Mitte 1—2 stärkere, die späteren Stacheln. Diese einzelnen Gruppen sind wieder in queren, alternierenden Reihen angeordnet. — Auch NOACK ist diese eigenartige Bildung aufgefallen. Doch sagt er nur: „Die Körperhaut zeigt rautenförmige Zellen, aus denen die Spitzen der Haare hervorbrechen“ (72. S. 19).



*Echi(n)othrix*: Schwanz mit Ringen, die GRAY bei der Gattung 4-eckig nennt (27. S. 99), DE MEIJERE bei *E. leucura* GRAY 6-eckig im speziellen Teile (82. S. 88), abgerundet in der Einleitung (S. 9).

*Cricetomys*: Schwanz mit Ringen von kleinen, undeutlich 4-eckigen Schuppen, mit je 3 Haaren, deren mittelstes am stärksten ist.

Füße dorsal bis über die Wurzeln beschuppt, Sohlen glatt; Zehen dorsal und ventral geringelt.

*Saccostomys*: Zehen ventral geringelt.

*Pithechir* (75. S. 125, Taf. 3 u. 4): Schwanzwurzel sehr dicht behaart, dann dünner werdend, bis schließlich das Ende nackt ist. Ebenso sind die 4-eckigen Schuppen proximal groß, werden dann immer kleiner und weniger, bis wieder schließlich das Schwanzende glatt ist. Hinter jeder Schuppe stehen 3 kurze, feine Haare, deren mittelstes das längste ist.

Zehen ventral geringelt.

*Heterocephalus*: Zehen ventral geringelt.

*Geomys*: An dem schlecht erhaltenen, ausgestopften Exemplare unserer Sammlung war die Schwanzhaut undeutlich geringelt; die einzelnen Schuppen waren noch weniger deutlich.

*Thomomys*: Wie bei *Geomys*, nur noch undeutlicher.

*Spalacomys*: Schwanz schuppig geringelt.

*Perognathus*: Schwanz so dicht behaart, daß die Schuppenringe fast verborgen werden. Bei *P. bicolor* GRAY sind die Schuppen 4-eckig (28. S. 202).

*Heteromys*: Schwanz mit Ringen von 4-eckigen, kleinen Schuppen.

*Sminthus*: Schwanz mit feinen Schuppenringen, bei *S. betulinus* NILSS. 200, bei *vagus* WAGN. 140—170.

Zehen ventral beschuppt.

*Zapus*: Schwanz schuppig geringelt. — Sohlen granuliert; Zehen ventral geschildert.

*Dipus*: Schwanz schwach behaart, aber mit Quaste. Beschuppung überall deutlich, ringförmig, die einzelnen Schuppen hinten abgerundet, nach DE MEIJERE mit dickem, nach meinen Befunden mit sehr dünnem Hornbelage; hinter jeder 3 Haare mit einem stärkeren mittleren. Füße sehr deutlich geschuppt, die Hinterfüße den ganzen Lauf hinauf, mehr oder weniger ringförmig.

Glans penis, nach DOBSON, auf der Oberseite mit einigen weichen Dornen und zahlreichen, hornigen Schildern (43. S. 641.)

**Alactaga:** Bei einem Exemplare unserer Trockensammlung konnte ich nur noch Hautschuppen, keine Ringe mehr am Schwanze bemerken.

**Pedetes:** Schwanzhaare in Ringen, die durch Hautfalten gebildet werden und oft noch schuppenartig abgegrenzt sind.

**Ctenodactylus:** An der innersten Zehe der Hinterfüße über dem Nagel eine quere Reihe von hornigen Spitzen, die einen Kamm bilden und sehr ausgiebig zum Kämmen des Felles benutzt werden (2. S. 49).

**Octodon:** Schwanz kurz, dicht und steif behaart, mit Pinsel. Sehr deutlich geringelt, jedoch einzelne Schuppen nicht besonders deutlich, mit 3 Haaren, deren mittelstes das stärkste.

Zehen ventral geringelt.

**Habrocoma:** Sohlen und Ventralfläche der Zehen bedeckt mit kleinen, runden, fleischigen Tuberkeln (5. S. 84, Taf. 28).

**Ctenomys:** Schwanz mit Schuppenringen.

**Spalacopus:** Schwanz ebenso. — Sohlen mit 6 Höckern, deren jeder eine hornige Warze trägt (15. S. 512).

**Petromys:** Schwanz ebenso.

**Myopotamus:** Schwanz im Alter dünn behaart, mit Ringen von großen 4-eckigen Schuppen, mit je 3 Haaren, deren mittelstes das stärkste ist. Bei Jungen stehen die Haare dichter, die Ringe sind undeutlicher, dagegen die einzelnen Schuppen recht deutlich.

Hinterfüße mit deckenden Schuppen, Vorderfüße nur noch mit schuppenähnlichen Hautfalten.

**Capromys:** Schwanz nach BREHM fast ganz nackt, nach FLOWER ein „Rattenschwanz“, während DE MEIJERE bei C. Fournieri DESM. 4 Haare hinter jeder Schuppe fand, und auch ich in unserer Sammlung ziemlich dichte Behaarung feststellen konnte, wie auch DOBSON bei C. melanurus PET. sehr dicht behaart, mit Pinsel, angiebt (46. S. 235). Schuppen groß, 4-eckig bis polygonal, hinten abgerundet, deckend.

**Aulacodus:** Schwanz nach DE MEIJERE so gut wie nicht beschuppt, wie ich fand, mit schwach deutlichen Ringen, die mehr durch die Haut gebildet und durch je 3 Haare markiert werden. Füße dorsal etwas deutlicher als der Schwanz beschuppt.

Am ganzen Körper fand ich die Haare in alternierenden Reihen von Gruppen zu 5—6 stehend.

**Plagiodontia:** Schwanz nackt, mit sehr kleinen 5-eckigen Schuppen.

*Loncheres*: Schwanz sehr verschieden behaart, von fast nackt bis zu sehr dicht, meist nach dem Ende zu dichter. Schuppen groß, rhombisch oder 6-eckig, deckend, in Ringen.

*Echinomys*: Ebenso.

*Dactylomys*: Schwanz mit dünner Behaarung und schwachem Pinsel. Schuppen klein, 6-eckig, mit je 3 Haaren, deren mittelstes das stärkste.

*Cercomys*: Nach GIEBEL echter Rattenschwanz (15. S. 499), also wohl ringförmig beschuppt.

*Carterodon*: Schwanz ziemlich lang behaart, beschuppt.

*Hystriciden*: Nach GIEBEL Zunge mit stachelartigen Schuppen bekleidet (15. S. 471).

*Erethizon*: Sohlen nach GIEBEL nackt, mit kleinen, netzförmigen Warzen bedeckt, die ich recht groß fand.

*Synetheres*: Greifschwanz, proximale Hälfte mit Stacheln, distale mit unregelmäßigen Ringen großer, dicker, 6-eckiger, aber mehr schwielenartiger Schuppen. Bei Jungen sind die Ringe regelmäßiger, die Schuppen aber undeutlich.

Sohlen getäfelt, Zehen dorsal und ventral beschuppt.

*Sphiggurus*: Ebenso.

*Chaetomys*: Schwanz mit Ringen von 4-eckigen Schuppen, die DE MEIJERE wenig, ich recht gut entwickelt fand. Je 3 Haare, deren mittelstes das stärkste.

*Hystrix*: Nach LEYDIG stehen die Stacheln in Gruppen von 5—7, die einen nach hinten konvexen Bogen bilden, in je einer nach außen und innen vorspringenden Papille (16. S. 708—9). Auch DE MEIJERE beschreibt am Kopf, Bauch und vorderen Rücken schuppenförmige Falten und hinter jeder derselben 5—7 etwa gleiche Stacheln.

Interessanter noch ist die Beschreibung eines Embryo von *H. cristata* nach BLUMENBACH, die ich aus DE MEIJERE citiere: „Auf dem Rücken und den Lenden bildet die Haut große, breite und so regelmäßig geordnete schuppenförmige Falten, daß sie fast den Gürteln eines jungen Armadills ähneln. Der übrige Körper ist mit zahllosen kleinen Schuppen bedeckt, unter deren bogenförmigen Rändern die zarten Keime der künftigen Borsten und Stacheln hervorsprossen, sowie an dem oberen Rande jener großen die zu den dicken Rückenstacheln, nach der Länge in Reihen geordnet, herausragen (82. S. 5).

Ich möchte noch erwähnen, daß die Stacheln besonders der

Vorderhälfte des Rückens symmetrisch, dorso-ventral abgeplattet sind, bei Jungen sogar alle ganz flach, aber am Ende in einen langen, feinen Faden auslaufend.

*Acanthion*: Stacheln ebenfalls abgeflacht, am Schwanze je einer hinter jeder der hinten abgerundeten Schuppen.

*Atherura*: Schwanz da, wo keine Stacheln sind, mit Schuppen. Bei einem ausgestopften Exemplare von *A. africana* GRAY waren sie sehr groß, 6-eckig, schwach deckend, bei einem Spiritusexemplare dagegen mosaikartig, mit großen Zwischenräumen, aber beide Male in alternierenden Ringen. Bei *A. fasciculata* SHAW sind sie nach GIEBEL rhombisch und längsgestreift. Bei dieser Species und bei *A. africana* steht 1 Haar hinter jeder Schuppe, bei *A. macrura* WATERH. 3, deren mittelstes viel stärker ist. — Wo größere Stacheln stehen, werden die Schuppen undeutlicher.

Füße wenigstens bei *A. africana* dorsal beschuppt, Sohlen dagegen nur mit Schuppenrudimenten.

*Trichys*: Schwanz mit Diagonalreihen von ziemlich großen, deckenden Schuppen. Hinter<sup>1)</sup> jeder ein kurzes, dünnes Haar, das der folgenden so dicht anliegt, daß die Schuppen wie gekielt aussehen. Nach dem Ende zu werden die Haare immer länger, bis zuletzt 5—8 cm lange Borsten, die abgeflacht sind und eine schwache Rinne haben, einen Büschel bilden (61. S. 76).

*Dasyprocta*: Schwanzstummel nach DE MEIJERE mit „haren in meer of minder regelmatige ringen“ (82. S. 93), während er nach GIEBEL, BREHM und meinen Befunden nackt ist.

Füße dorsal mit schuppenartigen Hautfalten, in denen die Haare entspringen. Diese stehen, besonders an den Hinterbeinen, sehr hoch hinauf in Schuppenstellung. — Zehen ventral mit sich etwas deckenden Querringen.

*Coelogenys*: Füße dorsal mit schuppenähnlichen Hautfalten, in denen die Haare stehen. Sohlen prachtvoll getäfelt.

Glans penis wie bei *Dipus* (s. S. 181).

*Caviiden*: Füße dorsal deutlich beschuppt, mit ablösbarem Hornbelage. Zehen ventral geringelt.

Glans penis wie bei *Dipus*.

*Hydrochoerus*: Auf den Vorderfüßen eines Jungen fand

---

1) Interessant ist die Ausdrucksweise GÜNTHER's: „A short fine hair starts from the base of each scale and lies closely adpressed to its median line.“

ich große und deutliche, aber sehr dünne, unregelmäßig angeordnete Schuppen.

*Lepus*: In *Isis* 1867, S. 20, berichtet „Herr Apotheker BLEY über Kaninchen mit Rattenschwänzen, die wahrscheinlich von solchen Kaninchen herstammten, die mit Ratten Umgang gehabt hatten“.

#### g) Raubtiere.

KLAATSCH fand bei einigen Kleinbären, *Viverriden* und *Mardern* an den Sohlen kleine *Cutispapillen*, teilweise in Reihen angeordnet. Er vergleicht sie direkt mit den Sohlenwarzen der *Beutler*, bezw. leitet sie morphologisch von ihnen her (60. S. 431). — Ich vermochte nichts Entsprechendes zu bemerken.

Bei *Herpestes ungulatus* (undulatus PET.?) und *Procyon* erwähnt er auch eine Querrfurchung der Ventralfläche der Zehen (60. S. 418, 416). Ich konnte diese ebenfalls, allerdings nicht besonders deutlich bei 2 *Spiritusexemplaren* von *Herpestes gracilis* RÜPP. feststellen.

#### h) Insektenfresser.

*Ptilocercus*: Schwanz zuerst nackt, dann 2-zeilig mit starren Haaren besetzt, mit Ringen von Schuppen, die nach GRAY (8. S. 24) 4-eckig, nach DE MEIJERE 6-eckig sind und dicken Hornbelag haben. Hinter jeder 3 Haare, 1 Mittelhaar.

*Macroscelides*: Schwanzwurzel nicht oder undeutlich beschuppt, der übrige Teil mit alternierenden Ringen von verschiedenen deutlichen Schuppen. Bei einem ausgestopften Exemplare von *M. typicus* fand ich die einzelnen Schuppen deutlich, dick, während DE MEIJERE sie nicht besonders deutlich nennt, wenn er auch je 3 Haare, mit einem stärkeren Mittelhaar, feststellen konnte. — Bei *M. tetradactylus* PET. sind die Schuppen sehr deutlich, polygonal, mosaikartig, mit Zwischenräumen, angeordnet. Bei einem unbestimmten *Spiritusexemplare* sah ich dagegen nur noch Hautschuppen, sich schwach deckend, aber doch eigentlich nur durch die Stellung der Haare zu erkennen.

Füße den ganzen Lauf hinauf deutlich in Querreihen beschuppt, was NOACK wiederum für „Querknorpel, die nach unten zu fein gewürfelt sind“, hält (54. S. 264), Finger „mit hornigen Halbringen“ (10. S. 93).

*Rhynchocyon*: Schwanz mit alternierenden Ringen von großen Schuppen mit leicht ablösbarem Hornbelag.

Füße deutlich geringelt, bis über die Wurzel hinauf, wo, erst

gegen die Mitte des Unterarmes bezw. -schenkels, die Hornbeschuppung in Schuppenstellung der Haare übergeht. Sohlen glatt, Zehen ventral breit beringt.

*Gymnura*: Schwanz mit ziemlich großen, hinten abgerundeten Schuppen mit je 3 Haaren. Nach DOBSON stehen sie bei *G. rafflesii* HORSF. an der Wurzel diagonal, später in Ringen (68. S. 4).

Füße dorsal beschuppt, Zehen ventral geringelt, Sohlen mit erhabenen Schwielen.

*Hylomys*: Schwanz mit ringförmigen Hautfalten, Schuppen sehr wenig entwickelt, doch markiert durch je 3 Haare, deren mittelstes das stärkste ist.

Füße beschuppt.

*Erinaceus*: Schwanzstummel mit großen, 3-eckigen, konvexen Schuppen, deren Hinterrand konkav ist und in der tiefsten Mitte ein Haar trägt.

Füße dorsal nach DE MEIJERE nur mit Schuppenspuren, während ich deutliche Schuppen fand. Vola nach KLAATSCH in der Mitte mit kleinen Warzen; Finger ventral gefurcht (60. S. 426), wovon ich nichts wahrnehmen konnte.

*Sorex*: Am Schwanz ist in der Litteratur fast nie etwas von Schuppen erwähnt, eigentlich nur bei BLASIUS beschrieben. Sie sind sehr groß und dick und stehen in Ringeln.

Füße dorsal beschuppt, Sohlen gekörnelt.

*Blarina*: Schwanz geringelt. — Füße dorsal beschuppt, Sohlen granuliert, Zehen unten geringelt.

*Crossopus*: Wie *Blarina*.

*Myosorex*: „ „

*Crocidura* Schwanz mit sehr deutlichen Schuppenringen, die gleichwohl bei vielen Arten durch dichte Behaarung verborgen werden.

Füße dorsal bis weit über die Wurzeln beschuppt, Sohlen grob gekörnelt.

*Pachyura*: Schwanz beschuppt; DE MEIJERE giebt bei *P. indica* GEOFFR. an: undeutlich beschuppt.

Füße mindestens bei *P. suaveolens* PALL. dorsal fein beschuppt, Sohlen distal rundlich gekörnelt, proximal glatt (14. S. 149).

*Chimarrogale*: Schwanz undeutlich beschuppt, aber Dreistellung der Haare mit einem Mittelhaare.

*Nectogale*: Füße dorsal beschuppt.

*Myogale*: Ruderschwanz mit undeutlichen Ringeln von sehr starken, dicken, 5—6-eckigen Schuppen, die in der proximalen

Hälfte einzeln, mosaikartig, durch Hautfurchen getrennt, stehen, in der distalen Hälfte sich decken. Bei *M. moschata* BRDT. an den Hinterenden der Schuppen 4—5 Haare, bei *pyrenaica* GEOFFR. unter jeder eine, im trockenen Zustande glashelle, steife, dicke Borste.

Füße dorsal bis über die Wurzeln mit starken, sich schwach deckenden Schuppen. Zehen dorsal unregelmäßig gefeldert, besonders schön auf der vierten; bei *M. moschata* fand ich auch die Seiten der fünften Zehe beschuppt, was ich sonst fast nirgends feststellen konnte. Sohlen chagriniert, nach DOBSON mit abgerundeten Schuppen (68. S. 130).

*Urotrichus*: Schwanz dicht behaart, mit großen, deckenden Schuppen in ziemlich regelmäßigen Ringen.

Füße mit breiten Hornplatten, aus deren Mitte die Haare hervorbrechen.

*Neurotrichus*: Schwanz mit Schuppenringen. — Füße beschuppt.

*Uropsilus* (68. S. 145): Schwanz mit fast 80 Schuppenringen.

Hand dorsal beschuppt; auf den Fingern Schilder, so breit wie sie selbst. Vorderbein im unteren Drittel beschuppt.

Schnauze schuppig.

*Scalops*: Schwanz mit Schuppen, die anfangs in deutlichen, später in undeutlichen Ringen, zuletzt ganz unregelmäßig stehen. Hinter jeder Schuppe etwa 4 Haare.

*Scapanus*: Sohlen dicht mit kleinen Tuberkeln besetzt (68. S. 134).

*Condylura*: Schwanz mit Ringen von kleinen, 4-eckigen Schuppen. Füße dorsal und ventral beschuppt, Zehen bei *C. macrura* HARL. „mit hexagonalen Schuppen belegt“ (15. S. 891). — Bei *C. cristata* DESM. Außenseite der Ventralfläche der 4 inneren Finger mit spitzen Tuberkeln, die an jedem Finger einen Kamm bilden (68. S. 132).

*Scaptonyx*: Füße beschuppt.

*Talpa*: Schwanz mit nicht immer deutlichen Ringen von deckenden Schuppen mit dünner Hornlage. Sie sind ebenso gestaltet wie bei *Erinaceus*, und ebenso ist die Stellung der Haare.

Gliedmaßen dorsal und ventral beschuppt, nach den Arten und individuell sehr verschieden, von sehr gut entwickelten, deckenden, in regelmäßigen Querreihen stehenden Schuppen bis zu recht undeutlichen.

**Geogale:** Schwanz schuppig.

**Solenodon:** Schwanz schuppig geringelt.

**Centetes:** An den ausgestopften Exemplaren unserer Sammlung fand ich die Füße dorsal bis zur Wurzel deutlich beschuppt; an dem einzigen Spiritusexemplare dagegen war von Schuppen nichts mehr zu bemerken, während die Haare in deutlicher Schuppenstellung gruppiert waren.

Bei den Embryonen zeigten der Rumpf, dorsal und seitlich, und die proximalen Enden der Gliedmaßen schwache, quere Hautfalten (wohl durch die Schrumpfung hervorgerufen), in denen die Haaranlagen in kleinen, alternierend angeordneten Reihen, je 3—5 zusammen, standen, also in ausgeprägter Schuppenstellung. Das mittelste war bedeutend stärker.

Der Bauch erinnerte in seinem Aussehen außerordentlich an den junger Gürteltiere (s. S. 170).

**Hemicentetes:** Füße dorsal sehr schön geschuppt, der Lauf in Längsreihen getäfelt.

Schnauze sehr deutlich 4-eckig getäfelt.

**Microgale:** Schwanz mit schwach deckenden Schuppenwirteln.

**Oryzoryctes:** Schwanz mit Schuppenringen.

#### i) Handflügler.

In dieser Ordnung fand ich in weiter Verbreitung die Zehen der Hinterfüße und den Daumen ventral fein quer gefurcht, nicht ganz regelmäßig, aber doch deutlich.

#### k) Halbaffen.

Nach KLAATSCH wird die Mitte der Hohlhand bei Lemur, Otolicnus, Tarsius von Feldern eingenommen, die aber nach ihm nichts zu thun haben mit denen der Beuteltiere, „da die Linien der Tastballen sie überziehen“ (60. S. 427). Ich muß gestehen, daß mich diese, etwas erhabene Felderung allerdings sehr an die der Beutler u. s. w. erinnert hat, und daß ich auch die Triftigkeit des von KLAATSCH angeführten Grundes nicht einsehen kann, zudem ich von dieser Thatsache nichts bemerkt habe. Aber es ist ja auch selbstverständlich, daß sich Tastlinien ganz an der äußersten Peripherie anlegen müssen. Das hat für unter ihnen liegende Gebilde keine phylogenetische Bedeutung, sondern nur die, daß letztere mit der Zeit durch erstere unterdrückt werden müssen (s. Phalanger sp. S. 166).



Von besonderer Wichtigkeit ist die von WEBER aufgefundene Thatsache, daß der Gespensterraffe von Celebes, *Tarsius fuscimanus* FISCHER, die Ventralseite des Schwanzes fein und regelmäßig geschuppt hat, während der nächst verwandte *T. spectrum* PALL. von Borneo, Java u. s. w. keine Spur davon zeigt (81.).

### Anhang.

**Schnauzenfelderung.** Bei außerordentlich vielen Säugetieren zeigt der nackte Schnauzenteil eine sehr regelmäßige, polygonale Felderung mit mehr oder weniger tiefen Furchen. Am schönsten treten sie auf bei Beuteltieren, wo ich sie gelegentlich erwähnt habe (S. 167, 168), bei Insektenfressern, bei einigen Raubtieren und besonders bei Huftieren, wo sie wieder unter den Wiederkäuern ihre höchste Ausbildung erreichen. LEYDIG (s. S. 161) sowohl als KLAATSCH vergleichen sie direkt mit den Schwanzschuppen bezw. der Sohlenfelderung <sup>1)</sup> und geben an, daß sie auf Cutispapillen beruhen. Ich habe diese Gebilde nicht selbst untersucht, glaube aber nach den rein äußeren morphologischen Befunden mich diesen beiden Autoren vollkommen anschließen zu dürfen.

**Schwanzstachel.** Von den Gebilden, die ich hier unter diesem Sammelnamen vereinigen möchte, ist das bekannteste das des Löwen, das seit dem Altertum bis in die Mitte des Jahrhunderts für einen hornigen Stachel gehalten wurde. Erst LEYDIG wies nach, daß es nur eine riesig vergrößerte, reich mit Nerven und Blutgefäßen versehene Papille sei (17. S. 821).

Schon früher hatte es WOODS auch beim Leoparden nachgewiesen (3. S. 148), und ein anonymer Autor, dessen Monographie LEYDIG citiert, beim Puma, Auerochsen und bei mehreren Arten von *Semnopithecus* und *Colobus*.

RIPPERT bestätigte später LEYDIG's Befunde und zeigte, daß dies Gebilde ziemlich häufig auftrete. Er fand es noch bei der Katze, bei Schafen und Rindern. Zugleich gab er verschiedene Übergangsstadien an (40. S. 324).

Ob der Schwanznagel von *Onychogale* (s. S. 168) wirklich aus Hornsubstanz besteht oder auch sich an die eben angeführten Gebilde anschließt, dürfte zur Zeit noch eine offene Frage sein, da, meines Wissens, keine näheren Untersuchungen vorliegen.

---

1) „Die Warzen, welche die Vola vieler niederer Säugetiere trägt, kehren wieder an der Schnauze der Huftiere und anderer“ (60. S. 409).

Noch eigentümlicher gestaltet sich das Schwanzende der Chiropterengattung *Diclidurus*, dessen Beschreibung ich aus GIEBEL anführe: „Statt des Schwanzes ist in der quer ausgeschweiften Analhaut ein querer, bohnenförmiger, hohler Hornkörper vorhanden, in welchen das Schwanzrudiment eintritt. Hinter derselben liegt eine zweite kleinere, dreiseitig gewölbte Hornplatte, beweglich mit der ersten verbunden und dieser deckelartig aufstülzbar“ (15. S. 958).

### Zusammenfassung.

Schuppen oder von ihnen herzuleitende Gebilde fanden wir in weiterer Verbreitung nur bei den 4 niederen Ordnungen der Säugetiere, den Beuteltieren, Zahnarmen, Nagern und Insektenfressern, in vereinzelt Vorkommnissen und meist sehr umgebildet noch bei Monotremen, Zahnwalen, Huftieren, niederen Raubtieren, Handflüglern, Halbaffen.

Suchen wir unsere Befunde in verschiedener Weise zusammenzustellen.

Die topographische Verbreitung geben wir am besten in folgender Tabelle:

	Monotremen	Beuteltiere	Zahnarme	Zahnwale	Nagetiere	Raubtiere	Insektenfresser	Handflügler	Halbaffen
1) am ganzen Körper			+						
			(Glyptodonten, Gürteltiere)						
2) an den dem Lichte zugekehrten Seiten			+						
			(Schuppentiere)						
3) auf den dorsalen Körperregionen				+					
4) am Schwanze		+	+		+		+		+
5) an den Füßen	+	+	+	+	+	+	+	+	+
6) an der Schnauze		+	?			+	+		

Hierzu ist mehreres zu bemerken: Am Schwanze erstreckt sich das Schuppenkleid meist über die ganze Peripherie. Ist er nur teilweise beschuppt, so wird die distale Hälfte bei weitem

bevorzugt. Oft finden sich auch nur an seiner ventralen Medianlinie Schuppen, oder wenigstens sind sie hier stärker ausgebildet. — Bei einigen Gattungen (*Anomalurus* u. s. w.) tritt eine lokale Spezialisierung ein.

Ein eigentümliches Verhalten bietet die Schwanzwurzel dar, indem sie fast nirgends gleich dem übrigen Schwanze, sondern fast überall gleich dem Rumpfe behaart ist. Von ihr aus breitet sich diese viel dichtere Behaarung in vielen Fällen weiter auf den Schwanz aus, oft nur bis ans Ende des ersten Drittels, oder bis in die Mitte und weiter, schließlich bis ans Ende. Nicht immer geht diese Ausbreitung an der ganzen Peripherie vor sich. Meistens eilt die Dorsalseite weit voraus (*Notoryctes*, S. 163, *Trichosurus*, S. 166, *Pseudochirus*, S. 166, *Tamandua*, S. 169, u. s. w.), seltener die Ventralseite (*Caloprymnus*, S. 167, *Macropus tibol*, S. 168). Dementsprechend sind denn auch die Schuppen distal weit besser entwickelt als proximal, wo sie leichter Umbildungen unterliegen (*Perameles nasuta*, S. 165, *Phalanger celebensis*, S. 166, *Tamandua*, S. 169, *Macroscelides*, S. 185, *Myogale*, S. 187, und die *Sciurus*-arten, bei denen wenigstens die Ringel distalwärts deutlicher werden, S. 174).

Doch liegen auch hier Ausnahmen vor; so werden z. B. bei *Pithechir* Schuppen und Haare distalwärts kleiner (S. 181), und bei *Scalops* schwinden die Ringel gegen das Schwanzende zu (S. 187).

An den Füßen finden wir die typische Beschuppung der ganzen Haut nicht allzu häufig. Meist sind wieder einzelne Teile bevorzugt bzw. überhaupt nur beschuppt. Meistens betrifft dies die Sohlen, und schließlich, wenn auch hier die Schuppen schwinden, können sie noch an der Ventralseite der Zehen als Hautringe erhalten bleiben.

DE MEIJERE, der nur die dorsale Beschuppung beachtet zu haben scheint, nennt diese „zeer flauw ontwikkeld“, oder redet nur von Andeutungen von Schuppen. Im Gegensatze hierzu muß ich betonen, daß da ebensogut, ja oft noch besser entwickelte Schuppen sich finden, als am Schwanze. Ich weise als auf besonders typische Beispiele nur auf *Myogale moschata* und *Urotrichus* hin (S. 187).

Auch hier tritt eventuell eine lokale Spezialisierung ein (*Ctenodactylus*, S. 182, *Condylura*, S. 187).

Im Texte erwähnte ich der Vollkommenheit halber auch die Litteraturangaben, nach denen an der Zunge der *Hystriiden* und der *Glans penis* der *Dipodiden*, *Caviiden* und *Pakas Horn-*

schuppen vorkommen sollen. Doch bin ich der Überzeugung, daß in Wirklichkeit nur die diesen Stellen zukommenden Papillen besonders gut ausgebildet sind. Ich erinnere nur an die Zunge der Feliden, bei der GIEBEL indes nichts derartiges erwähnt.

Die Gestalt der Schuppen ist sehr verschieden. Es überwiegt die polygonale, wenn sie auch sehr selten regelmäßig ausgebildet ist. Am häufigsten sind sie 6-eckig oder rhombisch, sehr oft 4- oder 5-eckig, aber auch 3-eckig, halbrund, rund, elliptisch u. s. w. Um nur Extreme zu nennen, erwähne ich die verhältnismäßig schön polygonalen des Mäuseschwanzes, die mannigfach gestalteten Haupt- und Furchungsschuppen der Gürteltiere, die krallenförmigen an den Seiten des Schuppentierschwanzes.

Ebenso wechselnd ist ihre Ausbildung. Von den typischen, reptilienähnlichen Schuppen der Maniden bis zu den mosaikartig angeordneten warzenähnlichen Gebilden an den Sohlen, der Täfelung des Gürteltierschädels oder schließlich der Schnauzenfelderung finden sich alle Übergänge. Am meisten überwiegen allerdings die echten Schuppen; nach ihnen haben die weiteste Verbreitung die Warzen- oder Schwielenumbildungen, alle anderen sind seltener. — So ist auch am häufigsten die echte Schuppennatur ausgeprägt durch starke Hornabscheidung, die bei den Maniden ihren Höhepunkt erreicht. Dieser Hornbelag kann dünner werden und schließlich ganz schwinden, so daß der Platz der Schuppen nur noch durch die Papillen bzw. die Stellung der Haare kenntlich gemacht wird (82. S. 9). Nun kann aber wieder eine neue Hornbildung, jedoch spezifisch verschieden von jener, eintreten und den Schwielen- oder Warzentypus entstehen lassen, falls dieser nicht eine direkte Degeneration der echten Schuppe darstellt.

Nicht immer brauchen die einzelnen Schuppen getrennt zu sein. Sie können auch in mehr oder weniger großer Anzahl verschmelzen, was immer in seitlicher Richtung geschieht. Das typischste Beispiel hierfür liefern die Gürtel der Dasypoden; aber auch die Schilder der Zehen müssen wir uns auf diese Weise entstanden denken. Fig. 2 und 3 zeigen uns dies auf deutlichste Weise (s. auch Ichthyomys, S. 177). Die ursprünglichen Grenzen werden meist noch lange angezeigt durch die Stellung der Haare.

Bei der Anordnung unterscheidet DE MEIJERE, der hier wohl etwas zu sehr schematisiert, nur ringförmige und diagonale und glaubt, daß die Gestalt der Schuppen sie bedinge: viereckige Schuppen riefen erstere, abgerundete oder 6-eckige letztere hervor (82. S. 8).

So einfach ist die Sache natürlich nicht. Ich glaube, man darf da überhaupt nicht bestimmte Formeln aufstellen wollen. An dem flachen Ruderschwanze des Bibers herrschen ganz andere geometrische Gesetze als an dem seitlich komprimierten der Zibethratte, oder dem halbrunden des Schuppentieres und dem drehrunden der Mäuse. Die Anordnung der Schuppen richtet sich eben nach ihrer Gestalt und dem von ihnen bedeckten Körperteile.

Darin scheint mir DE MEIJERE allerdings recht zu haben, daß sich immer eine alternierende Anordnung erkennen läßt. Aber diese schwankt zwischen Quincunx<sup>1)</sup> und Ringen, bezw. Querstreifen, und durchaus unregelmäßiger Gruppierung in allen Abstufungen hin und her.

In weitaus den meisten Fällen liegen die Schuppen dachziegelförmig, natürlich immer mit dem freien Rande distalwärts. Indes finden sich wieder alle Übergänge zur mosaikartigen Lagerung, bis schließlich die Schuppen bezw. ihre Derivate vereinzelt, durch weite Zwischenräume getrennt, in der Haut liegen, wie z. B. an der Bauchfläche der Gürteltiere.

---

#### IV. Bionomischer Teil.

Zur Entscheidung der Frage: Sind die Schuppen der Säuger durch Anpassung erworben oder sind sie ererbt von den Vorfahren, ist natürlich ihre Bionomie ausschlaggebend. Haben sie noch irgendwelchen Nutzen, so ist eine Anpassung mindestens sehr wahrscheinlich; haben sie keinen, so müssen wir sie als Erbstücke betrachten. WEBER war sich hierüber vollkommen klar und hat, besonders in seinen „Bemerkungen“ (85.), mit aller Bestimmtheit die Entscheidung getroffen und zwar zu Ungunsten der Anpassung, zu Gunsten der Vererbung. — Doch dürfte eine längere Ausführung nichts schaden, zumal seine wohl nicht immer das Richtige trifft, wie er ja auch diesen Fragen nicht sein Hauptaugenmerk zuwandte.

Die nächst liegende Annahme ist die, daß die Schuppen Anpassungen an eine bestimmte Lebensweise seien. So hat man öfters die schwimmende und kletternde in Anspruch genommen, als die Ausbildung von Schuppen begünstigend. In der That finden wir bei so sich bewegenden Säugern häufig gut entwickelte

---

1) Nach JEFFRIES nehmen auch die Laufschilder der Vögel diese Stellung ein (45. S. 235), die sich überhaupt in weitester Verbreitung in der ganzen Natur findet.

Schuppen, aber — und das ist von höchster Bedeutung — nur in den niederen Ordnungen. Aber in diesen finden wir Schuppen auch bei vielen anders lebenden Tieren, bei springenden, grabenden, fliegenden u. s. w. Eine bestimmte Lebensweise scheint also ihre Ausbildung nicht zu begünstigen. Vielleicht aber jede der erwähnten! Sehen wir uns daraufhin einmal die einzelnen Gruppen an!

Bei Wassersäu gern läge die Vermutung ja nahe, daß ein glatt anliegendes, nicht hygroskopisches Schuppenkleid einer Behaarung vorzuziehen sei. In der That sehen wir ja die Fische beschuppt und die Wale haarlos. Aber einmal haben typische Wassersäuger, wie die Ottern und Robben, ein prachtvolles Fell, das sich den neueren Verhältnissen angepaßt hat, und dann hat KÜKENTHAL gezeigt, wie die Zahnwale und Ichthyosaurer ihren ererbten Hautpanzer mit der Gewöhnung ans Wasser verlieren (71. S. 385).

Es sind also nur niedere, nicht besonders angepaßte Schwimmsäuger, die noch teilweise Beschuppung aufweisen, aber überall mit dazwischen gesprengten Haaren, die an den Füßen des Bibers z. B. dicht genug stehen, um die Schuppen zu verbergen. Ferner weist der Schwanz der einzigen im Wasser lebenden Art der Gattung *Didelphys*, *D. philander*, die schlechteste Beschuppung der ganzen Gattung auf (S. 164). Dasselbe gilt für die Sohlen der Wasserratte, die gerunzelt statt geschuppt sind (S. 177). Beim Biber dagegen ist embryonal die Behaarung des Schwanzes eine dichtere, während die Beschuppung zurückgeblieben scheint (S. 175). Doch verliert auch dieser Befund seine scheinbare Bedeutung, wenn wir sehen, wie bei *Myopotamus* im Jugendstadium die Schwanzschuppen wohl deutlicher, die Haare dichter, aber die Ringel undeutlicher sind, als beim Erwachsenen, bei dem auch die Vorderfüße nur noch Hautfalten, keine Schuppen mehr zeigen (S. 182).

Die wenigen Hautpanzerreste, die KÜKENTHAL bei Zahnwalen auffand, dürften wohl leicht und ungezwungen zu erklären sein, als an Stellen befindlich, die beim schnellen Durchschneiden des Wassers besonderen Widerstand erfahren müssen (71. S. 385).

Hinweisen will ich noch darauf, daß der Schwimmschwanz des Schnabeltieres oben dicht behaart, unten völlig nackt ist.

Greif- und Kletterschwänze scheinen ebenfalls sehr geeignete Punkte für die Bildung von Schuppen zu sein, da diese „vorteilhafter waren, als die weniger feste Haarbekleidung“ (79. S. 546). Hat diese Ansicht in mancher Beziehung ihre Berechtigung, so ist doch klar, daß eine nackte Haut noch „vorteilhafter“ ist. Stellen wir uns einmal die Innenfläche unserer Hand vor, be-

kleidet mit harten, elastischen, sich dachziegelförmig deckenden Schuppen! Würde sie da nicht noch unter das Niveau der tierischen Tatze herabsinken?! Wie sollten da die Klettertiere an ihren Gliedmaßen und an ihrer „fünften Hand“, dem Schwanz, sich Schuppen erwerben?! Im Gegenteil, da, wo sie solche haben, müssen sie sie verlieren! An ihre Stelle müssen zuerst Schwielen, dann Hautfalten, schließlich weiche, nachgiebige Flächen, durchzogen von feinen Tastlinien, treten. Und diesen Anpassungsverlauf finden wir denn auch in seinen einzelnen Stadien vertreten bei fast allen Klettersäugern. Ich weise nur hin auf die Phalangerarten (S. 166), den Tamandua (S. 169), die kletternden Schuppentiere (S. 172), *Dendromys pumilio* (S. 176) und *Chiruromys* (S. 180).

Andere, wie z. B. *Cycloturus* (S. 169), haben sogar schon Greifschwänze ohne jede Spur von Schuppen, wie es auch allen höheren, den echten Klettersäugern zukommt.

Auch hier läßt die individuelle Entwicklungsweise der Schuppen keinen Schluß zu auf die phylogenetische. So fand DE MEIJERE bei *Phalanger celebensis* juv. die Schwanzwurzel normal beschuppt, am übrigen Teile nur die den Schuppen eigentümliche Pigmentverteilung, und beim erwachsenen Tiere jene Stelle mit warzenähnlichen Gebilden, diese normal beschuppt (S. 166). Ich fand dagegen bei den meisten Jungen bzw. Embryonen von *Phalanger* und *Didelphys* die Beschuppung des Schwanzes undeutlicher, als beim erwachsenen Tiere. Bei *Syntheres* sah ich im Jugendstadium die einzelnen Schuppen kleiner und undeutlicher, die Ringel aber deutlicher ausgebildet (S. 183).

Nicht hierher gehören die Beispiele vom Eichhörnchen und *Tarsius fuscimanus*, die WEBER heranzieht (85. S. 420). Denn sind diese auch Klettertiere, so haben sie doch keine Kletterschwänze. Auch das scheinbar so überzeugende Beispiel von *Anomalurus* gehört eigentlich nicht hierher. Denn auch sein Schwanz ist kein eigentlicher Kletterschwanz. Dennoch dürfte hier der Ort sein, die eigentümliche Spezialisierung eines Teiles der Schwanzschuppen (S. 173) zu besprechen. GERVAIS, BÜTTIKOFER und WEBER fassen diese als Stützorgane auf, die etwa nach Art der Steigseisen benutzt würden (S. 174). ROCHEBRUNE widerspricht dem ziemlich entschieden: „Nous ne pensons pas, que ces écailles soient destinées à cette fonction. L'action de grimper s'effectue avec une assez grande rapidité, et dans le mouvement ascensionnel, la queue est fortement relevée sur le dos, „à la façon des Ecureuils“. D'après FRASER lui-même, quand l'animal s'arrête, le corps s'inflé-

chit en avant et s'applique sur la branche, sans que la région souscaudale participe à ce contact“ (48. S. 106). Immerhin halte auch ich für wahrscheinlich, daß das Tier von diesen Schuppen irgendwie Gebrauch macht. Wenigstens ist nicht einzusehen, wie sie sich sonst so spezifisch hätten ausbilden können. — Ich meine übrigens, die Sache müßte ganz einfach zu entscheiden sein, wenn man die Schuppen auf ihre Abnutzung hin untersuchte. Ich habe den Versuch gemacht; aber da mir nur ein Exemplar zur Verfügung stand, kann ich kein Urteil fällen. Mir scheinen allerdings schwache Spuren von Gebrauch vorhanden zu sein.

Indes giebt es noch andere, analoge Befunde. So berichtet FRASER von *Manis multiscutata*, daß der Schwanz mit seinen stark zugespitzten Ventralschuppen die Hinterfüße beim Klettern unterstütze, so daß es, nur auf diese 3 Punkte gestützt, den ganzen Körper vom Baume wegbiegen und hin und her schwingen könne (7. S. 53). TEMMINK (11. S. 176) und BREHM bestätigen dies.

Auch die raspelähnliche Bildung der Ventralschuppen des Schwanzes von *Mus rex* dürfte wohl dieselbe Bedeutung haben (S. 178).

Daß aber die anderen, kleineren Schuppen des *Anomalurus*-schwanzes (S. 173) irgendwie benutzt werden könnten, also, da er kein Kletterschwanz ist, vielleicht irgendwie mit der fliegenden Lebensweise in Beziehung stehen könnten, ist natürlich völlig ausgeschlossen.

Auch bei den springenden Säugern finden wir vielfach Schuppenschwänze, wie bei den Springmäusen und den Känguruhs. Aber auch hier ist an eine Anpassung nicht zu denken, da die Schuppen überall durch ein dichtes Haarkleid, das sich bei *Macropus tibol* sogar nur an der Ventralseite des Schwanzes entwickelt (50. S. 142), und bei den Springmäusen an der Schwanzspitze eine Quaste bildet, von der Berührung mit dem Boden ausgeschlossen sind. Zudem haben ja auch nicht alle Känguruharten schuppige Schwänze.

Ob die stark beschuppten Gliedmaßen dieser Tiere hier herangezogen werden dürfen, ist eine andere Frage. Doch scheint mir auch dies nicht erlaubt zu sein. Einmal sind die Vorderfüße fast ebenso gut beschuppt, wie die Hinterfüße, und dann fand MIKLUCHO-MACLAY bei *Macropus tibol*, daß die Schuppen der Planta nach der Ferse zu abgenutzt waren (S. 168). In der That scheint mir auch hier eine harte schwielige Haut angebrachter zu sein, als ein Schuppenkleid.



Anders verhält es sich bei den grabenden Säugern. Daß die Beschuppung der Schwänze nichts mit dieser Lebensweise zu thun hat, lehrt ein Blick auf sie: entweder sind sie lang, dünn und rund (Mäuse), oder aber stummelförmig (Maulwurf u. s. w.). Sie können also beim Graben nicht in Betracht kommen und ebensowenig ihre Schuppen. Sonderbarerweise fehlen diese sogar der Schwanzspitze von *Mus imperator* (S. 178).

Daß dagegen den Gliedmaßen ein Schutz durch ein Schuppenkleid nur von Vorteil sein kann, ist leicht einzusehen. Und so finden wir sie auch nirgends schöner beschuppt als bei grabenden Säugern: den Ameisenbären (S. 169), den Zieseln und Marmosetten (S. 175), den Spitzmäusen (S. 186), *Urotrichus* (S. 187) und den Maulwürfen (S. 187). — Indes finden wir auch hier eine merkwürdige Ausnahme, indem *Arvicola subterranea*, die am ausschließlichsten unterirdisch lebende Wühlmaus, an den Sohlen keine Schuppen, sondern nur Runzeln hat; ebenso sind bei den übrigen die Sohlen der Hinterfüße besser beschuppt als die der grabenden Vorderfüße (S. 177).

So glaube ich auch, daß RÖMER recht hat, wenn er den Panzer der Gürteltiere als Anpassung ans Graben betrachtet, aber nicht ganz, wie er dies thut. Er meint: „Durch die ständige Berührung mit den harten Gegenständen hatte der Körper einen größeren Druck zu ertragen, und es bedurfte einer festen Bedeckung, welche diesem Drucke widerstehen und von den inneren Organen Verletzungen fernhalten konnte“ (79. S. 548). Nun wühlen aber die Gürteltiere in vorwiegend sandigem Boden und das erklärt den Panzer viel einfacher. In Sandboden Gänge zu graben, ist natürlich viel schwieriger, als in festerem, kompaktem Ackerboden. Es muß daher eine feste, unnachgiebige, glatte, gleichmäßig gewölbte Rückendecke, mit der das Tier den Sand gleichmäßig nach oben festdrücken und das Sandgewölbe stützen kann, von Vorteil sein, also eine günstige Anpassung vorstellen. Und dies, verbunden mit der Einwirkung des Reizes, den der Rücken der Gürteltiere durch die Reibung und den Druck der Sandmassen erfuhr, dürfte die Veranlassung gewesen sein, daß die einfache Schuppenbekleidung ihrer Vorfahren, durch die Bildung der Knochenplatten, sich zu dem Hautpanzer der jetzt lebenden umwandelte.

Daß wir nicht auch bei anderen grabenden Säugern eine ähnliche Anpassung finden (85. S. 421), darf uns nicht Wunder nehmen. Einmal richtet sich eine Anpassung nach den Verhältnissen: für einen Maulwurf, bei dessen unterirdisch jagender Lebensweise in

festem, von Wurzeln durchzogenem Grasboden Gelenkigkeit die Hauptsache ist, wäre ein Rückenpanzer unmöglich. Dann aber dürfen wir eine so eigenartig spezialisierte Einrichtung, wie den Panzer der Gürteltiere, nicht bei verschiedenen Ordnungen suchen.

RÖMER scheint auch geneigt, die kolossalen Schuppen der Maniden als Anpassung ans Graben zu betrachten (79. S. 546). WEBER äußert sich hierüber nicht ganz bestimmt, ist aber wohl anderer Ansicht, da er für diese Tiere ein Baumleben als das Ursprüngliche anzunehmen scheint: „*Manis tricuspis* RAF. und *M. longicaudata* BRISS. sind ausschließlich Baumbewohner, *M. javanica* DESM. teilweise. Kletterer sind auch noch *M. crassicaudata* ST. HIL. und *aurita* Hodgs.; beide sind aber bereits imstande, Höhlen zum Verbleib zu graben. Ausschließlich terrester sind nur *M. gigantea* ILL. und *M. temminckii* SMUTS“ (85. S. 419). Es wäre doch auch die gegenteilige Ansicht BREHM's zu beachten, der das Graben für die eigentliche, das Klettern für die sekundäre Gewohnheit hält. Hierfür sprechen besonders die bei allen Arten typisch entwickelten Grabkrallen. Es könnten also immerhin die Schuppen der Maniden spezielle Anpassungen an das Grableben sein. Wenigstens bieten sie einen festen Rückhalt bei dem Vorwärtswühlen, um so mehr, da sie durch eigene Muskeln sträubbar sind (s. S. 172).

Vielleicht dürfte bei ihrer kolossalen Größe auch das Wachstumsgesetz nicht ganz unthätig gewesen sein, das wir so oft in der Reihe der Organismen diese selbst oder einzelne ihrer Organe weit über das Mittelmaß vergrößern sehen.

Wie schon WEBER (85.) hervorgehoben hat, finden sich Schuppen sehr häufig unter dichter bis sehr dichter Behaarung des Schwanzes. Ich erwähne nur *Myrmecophaga*, *Anomalurus*, 20 *Sciurus*-arten, *Xerus*, *Spermophilus*, *Urotrichus*, *Tarsius fuscimanus*. Hier ist eine Anpassung ja völlig ausgeschlossen, wenn man nicht annehmen will, daß sich aus beschuppten Vorfahren behaarte Säuger entwickelten, die die Haare am Schwanze verloren, statt ihrer durch Anpassung Schuppen erwarben und diese schließlich wieder durch Haare verdeckten.

Bei Schwänzen mit Quaste oder Pinsel sind auch unter diesen die Schuppen ebenso regelmäßig ausgebildet und angeordnet, als am übrigen Körper. Hier ist doch nur die eine Erklärung möglich, daß sich auf den beschuppten Schwänzen Haare anlegten, die durch Anpassung am Ende eine Quaste oder einen Pinsel bildete.

Daß schließlich auch das S. 191 behandelte Verhalten der Be-

haarung der Schwanzwurzel die Annahme einer Anpassung nicht stützt, brauche ich nicht weiter hervorzuheben.

Vielleicht noch wichtiger als die eben behandelten Thatsachen ist die ebenfalls von WEBER (85.) berührte des Vorkommens von Schuppen an rudimentären Schwänzen, besonders häufig bei Insektenfressern. Es ist dies doppelt interessant. Einmal genügt die Thatsache schon für sich allein, um darzuthun, daß die Schuppen keine Anpassung sein können. Dann aber — und das ist die Hauptsache — findet sich gerade hier die Beschuppung in ihrer schönsten Ausbildung. Die Schwanzstummel vom Maulwurfe, Igel u. s. w. sind geradezu Typen der Beschuppung. Es entspricht dies einerseits ganz dem rudimentären Charakter von Schwanz und Schuppen, andererseits widerspricht es am klarsten der Annahme einer Neuerwerbung letzterer durch Anpassung.

Schließlich kann auch ich nur den Einwurf WEBER's wiederholen: „Welche Anpassung soll es ferner sein, daß die Extremitäten vieler Marsupiala, Rodentia und namentlich Insectivora Schuppen oder Andeutungen solcher haben?“ (85. S. 421.) Auf der Dorsalseite von Hand und Fuß sind sie immer so vollständig unter dichter, straffer, fest anliegender Behaarung verborgen<sup>1)</sup>, daß sie nur mit vieler Mühe sichtbar gemacht werden, also mit der Außenwelt in keine direkte Berührung kommen können. Daß sie indessen in manchen Fällen, wenn auch nicht direkt als Anpassung, so doch als vorteilhafte Bildungen angesehen werden können bezw. müssen, haben wir S. 197 gesehen.

So ist auch nicht unwahrscheinlich, daß die sonderbaren, kammartigen Bildungen an den Zehen von *Ctenodactylus* (S. 182) und *Condylura* (S. 187) modifizierte Schuppen sind, die dann direkt auf Anpassung zurückzuführen sein würden.

Auch an den Sohlen und der Ventralfläche der Zehen dürfte eine Bedeckung mit Schuppen, besonders wenn sie schwierig umgeändert sind, nicht ohne Nutzen sein, solange wenigstens die Gliedmaßen nur Stützorgane sind. Unzweifelhaft bewahren sie die Haut vor manchen Verletzungen und mindern die Wucht des Stoßes bei Sprüngen u. s. w. Daß wir aber auch hier mit weitreichenderen Schlüssen vorsichtig sein müssen, lehrt uns das Beispiel von *Macropus tibol* (S. 168 u. 196).

So dürfte also auch an den Füßen eine Anpassung ausgeschlossen sein. Wohl aber könnte die Bedeutung der Schuppen

---

1) S. DE MEIJERE, S. 10.

an dieser Stelle immerhin so groß sein, daß sie ihrer Zerstörung vorbeugte bzw. zu ihrer Erhaltung ausreichte. Und so sehen wir denn auch die Beschuppung der Sohlen und noch mehr die ventrale Ringelung der Zehen sich bei Ordnungen erhalten, bei denen fast jede Spur von Schuppen geschwunden ist, wie bei den Handflüglern (s. S. 188) und bei niederen Raubtieren (s. S. 185).

Auch die Schnauzenfelderung dürfte einen durch Anpassung modifizierten Rest der alten Beschuppung darstellen. Es handelte sich darum, ein Sinnesorgan zur Prüfung der Feuchtigkeitsverhältnisse und der Luftströmung entstehen zu lassen. Es blieben dazu die mit Nerven versehenen Schuppenpapillen (s. S. 214) erhalten, aber die Hornabscheidung hörte auf. Haare durften sich selbstverständlich keine bilden. Wo aber die Schnauze behaart ist, wie bei den meisten Nagern, findet sich keine Spur der Felderung mehr.

Als Ergebnis des bionomischen Teiles darf ich wohl den Satz aussprechen: Die Schuppen der Säugetiere sind als solche keine Anpassungen, sondern müssen als ererbte Bildungen angesehen werden. In einzelnen Fällen indes haben sie sich als nützliche Organe erhalten bzw. die Grundlage abgegeben zu speziellen Anpassungen.

---

## V. Phylogenetischer Teil.

Wir fanden Schuppen in der Klasse der Säugetiere bei sehr vielen Ordnungen, in weiterer Verbreitung jedoch nur bei den niederen, den Beuteltieren, Zahnarmen, Nagern und Insektenfressern, in höheren Ordnungen nur bei tief stehenden Vertretern. Es würde dies allein schon genügen, die Annahme zu rechtfertigen, daß wir in ihnen etwas Ererbtes vor uns haben.

Dazu kam, daß wir nachweisen konnten, daß sie im allgemeinen nutzlos, also keine Anpassungen sind.

In ihrer Ausbildung konnten wir jedes Stadium auffinden, von der typischen Form der Beuteltieren etwa durch die schwierige der Phalangeriden oder die Hautringe an der Ventralfläche der Zehen bis zu fast vollkommener Rückbildung, ja bis zu einem Stadium, in dem ihr früherer Platz nur noch durch die Stellung der Haare kenntlich gemacht wird. Wir sehen, wie ihre Ausbil-

dung in umgekehrtem Verhältnisse steht zu der systematischen Stellung der betreffenden Säuger, und sahen, wie sie in weitem Spielraum auf- und abschwankte, nicht nur bei spezifisch verschiedenen, aber genetisch nahestehenden, sondern auch bei Tieren derselben Art, an den verschiedenen Körperteilen desselben Tieres, ja sogar an demselben Organe. Das sind 2 gewichtige Momente, die uns lehren, daß wir es mit ererbten Bildungen, die im Schwinden begriffen sind, zu thun haben.

Auch für die ontogenetische Entwicklung war dieselbe Variabilität charakteristisch. Einmal waren die Schuppen beim Embryo besser entwickelt als beim Erwachsenen, das andere Mal umgekehrt; einmal wurden die Schuppen im Laufe des individuellen Lebens deutlicher, und die Ringel bildeten sich zurück; ein anderes Mal trat das Gegenteil ein u. s. w. Ich glaube nicht, daß es dem biogenetischen Grundgesetze widerspricht, wenn wir für alle diese Fälle an der einen Erklärung der phylogenetischen Rückbildung festhalten.

\*Nur bei verhältnismäßig wenigen Säugern konnten wir ein mehr oder weniger vollständiges Schuppenkleid feststellen. Aber dafür sind gerade diese Familien, die der Gürteltiere und Glyptodonten und die der Maniden, unzweifelhaft sehr alte. Ferner fanden wir bei ersteren embryonal den ganzen Körper bepanzert (Fig. 5), während später an den dem Lichte zugekehrten Seiten eine Rückbildung stattfindet, die bei den Schuppentieren schon so weit gediehen ist, daß möglicherweise auch embryonal sich an diesen Stellen keine Schuppen mehr anlegen. DE MEIJERE hat gezeigt, daß auch die Haarstellung am ganzen Körper sich nur durch ein früheres allgemeines Schuppenkleid erklären läßt, und scheinbar ist diese Schuppenstellung der Haare beim Embryo noch besser markiert als beim Erwachsenen (s. S. 180, 183, 188). Da wir nicht annehmen können, daß sich die Schuppen vom Schwanze aus über den ganzen Körper hin ausgebreitet hätten, um später wieder rückgebildet zu werden, so bleibt uns nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß mindestens die Vorfahren der Säuger ein vollständiges Schuppenkleid besessen haben, dessen Reste heute nur noch gewisse Körperteile bedecken.

Das Persistieren der einzelnen Hautpanzerreste bei Zahnwalen glaube ich im bionomischen Teile nach KÜKENTHAL genügend erklärt zu haben (S. 194).

Die topographische Hauptverbreitung haben die Schuppen am Schwanze. WEBER sucht dies zu erklären, indem er einmal

sagt: „Gerade der Schwanz ist der Ort, wo meiner Meinung nach die Säugetierhaut noch Reste der früher allgemeinen Schuppenbekleidung bewahrt hat“ (74. S. 14—15) und dann: „Der Schwanz, als ein vielfach indifferentes Endgebilde des Rumpfes, konnte primitivere Zustände im Integumente bewahrt haben als der Rumpf“ (85. S. 417). Ist ersteres eigentlich nur eine Umschreibung der Thatsache, so möchte ich letzterem Gedanken beistimmen, halte aber die Fassung nicht für sehr glücklich. Schon die oft so beträchtliche Länge des Schwanzes, dann seine doch immerhin ziemlich mannigfache Anpassungsfähigkeit, als Stütz-, Greif-, Ruder- u. s. w. -Schwanz, vor allem aber das Auftreten von Tastlinien an seiner Greiffläche, sowie seine hohe mimische Ausdrucksfähigkeit bei vielen Tieren (Hund u. s. w.) lassen ihn doch nicht gerade als „indifferentes Endgebilde“ erscheinen. Wohl aber ist sein ganzer Bau so ursprünglich, an das typische Wirbeltierschema erinnernd, und durch die ganze Länge hindurch gleichbleibend, daß wir ihn vielleicht „morphologisch indifferent“ nennen dürfen, als das auf tiefster Stufe stehen gebliebene Organ des tierischen Körpers. Dem entspricht ja auch, daß er, wie HAACKE (88. S. 49—50) gezeigt hat, bei den Säugetieren in steter Rückbildung begriffen ist, sowie die von demselben Autor zuerst erkannte Metamerie in seiner Haarstellung und Färbung (67.) Ich glaube, daß man diese ungescheut auf die S. 192 besprochene Anordnung der Schuppen in Ringe zurückführen kann, die ja auch ein Zeichen geringer Weiterbildung ist.

Das eigentümliche, S. 191 beschriebene Verhalten der Schwanzwurzel bzw. ihrer Behaarung dürfte ziemlich leicht seine Erklärung finden. Das alte Schuppenkleid wich zuerst am Rumpfe dem Haarkleid, während die distalen Körperteile es noch bewahrten. Erst nach und nach gelingt es letzterem, es zu verdrängen, indem erst einzelne Haare auftreten, die den Boden vorbereiten, über den sich dann später die dichte Behaarung ausbreitet, indem sie die inzwischen modifizierten Schuppen überwuchert. — Daß die Dorsalseite des Schwanzes dabei bevorzugt wird, ist selbstverständlich. Der selten auftretenden dichteren Behaarung der Ventralseite dürfte meist eine Anpassung zu Grunde liegen.

Schwieriger ist wohl die Erhaltung der Schuppen an den Gliedmaßen zu erklären. Ein Hinweis auf das auffallende Gleichbleiben der Carpal- und Tarsalverhältnisse bei sämtlichen Wirbeltieren dürfte hier sehr wohl angebracht sein, ebenso der auf

die fast vollständige Homologie aller Krallen- und Nagelbildungen. Zudem zeigen jene Erscheinung ja nicht allein die Säugetiere. Auch bei den Vögeln treffen wir sie an, indem der Lauf mit Schildern und Tafeln bedeckt ist, die aus der Verschmelzung kleinerer Schuppen hervorgegangen sind (45. u. 64). Ich möchte hierauf besonderen Wert legen. Denn es besteht mindestens eine völlige Analogie zwischen beiden Befunden. So bieten bei niedern Vögeln, z. B. den Pinguinen, die Füße genau dasselbe Bild der feinen Körnelung wie bei einigen Säugern, und andererseits bilden sich ja auch bei manchen von diesen durch Verschmelzung kleinerer Schuppen schilderähnliche Ringe auf oder unten an den Zehen (s. Ichthyomys, S. 177, u. Fig. 1—4).

Vielleicht ist es auch möglich, einen mechanischen Grund für das Ausdauern der Schuppen an den Füßen zu geben. Ihr Vorkommen an der Ventralseite suchte ich oben (S. 199) schon zu erklären. Das an der Dorsalseite dürfte vielleicht folgendermaßen sich verhalten: Auf den Pfoten sitzt die Haut sehr dicht den Knochen, Muskeln und Sehnen auf, wird so einmal sehr gespannt, dann wieder gefaltet. Durch die hier besonders lebhaftere Thätigkeit der Muskeln und Sehnen wird auf die inneren Lagen der Haut ständig ein großer Reiz ausgeübt. Die Schuppen sitzen nun auf einer flachen, erhabenen Papille, während Haare und Federn tiefer innen wurzeln. Es ist klar, daß so erstere den oben erwähnten schädlichen Einflüssen weniger ausgesetzt sind als letztere. Zudem werden bei Anwesenheit von Schuppen jene Reize auf bestimmte Stellen, auf die Falten zwischen ihnen beschränkt. Wenn nun Haare und Schuppen zusammen vorkommen, so wurzeln erstere, wie wir später ausführlich sehen werden, in den Papillen der letzteren, also einmal erhabener, als sie es sonst thun würden, dann durch die starre Schuppendecke geschützt. Daß wir später bei den höheren Säugern nur Haare finden, widerspricht dem nicht. Das immer mehr zur Herrschaft gelangende Haarkleid paßt sich eben auch diesen Umständen an. Zudem will ich ja nicht behaupten, daß hier überhaupt keine Haare bestehen könnten, sondern nur zu erklären suchen, warum sich die Schuppen so lange erhalten.

Von den schuppenähnlichen Bildungen habe ich die an der Zunge der Hystriciden und der Glans penis einiger Nager schon S. 191—2 abgethan. Auch die sogen. Felderung und die Warzen an der Haut der Nashörner (S. 173) gehören wohl nicht hierher. Sie sind wohl nichts als Risse in der dicken,

trockenen Epidermis, die schon eintreten müssen durch das Wachstum von innen nach außen, wie die an der Rinde der Bäume. Daß die Haare in den Furchen stehen, ist natürlich, denn sie weisen diesen ja die Wege vor, ebenso wie die Grashalme in risigem Erdboden. — So faßt auch GIEBEL die sogen. Felder u. s. w. als Epidermisprodukte auf (15. S. 205).

Die Felder der Schnauze dürften indes wohl hierher gehören. Schon bei den Reptilien sind an dieser Stelle die Schuppen äußerst charakteristisch gelagert, also wohl sehr gefestigt und zur Vererbung geeignet. Und noch bei den Säugern nehmen die Tasthaare des Gesichts, wie HAACKE (66.) gezeigt hat, durchaus bestimmte und charakteristische Anordnung ein, die ich mich nicht scheue hiermit in Parallele zu bringen, indem ich sie beide von der Gesichtsbeschuppung ableite.

Es ist hier der Ort, nochmals ausdrücklich auf die Laufschuppen der Vögel hinzuweisen. Wie sie einerseits vollkommen den Schuppen der Säuger entsprechen, so zögert auch andererseits niemand<sup>1)</sup>, sie als direktes Erbstück von den Reptilien abzuleiten.

Dies bringt uns auf die Frage: Von wem haben die Säuger ihre Schuppen ererbt? Früher, solange man diese Ordnung direkt von den Reptilien ableitete, war die Antwort einfach. Jetzt mehren sich aber immerzu die Stimmen, die die Amphibien als Stammgruppe auffassen. Sehen wir uns unter diesen nach Schuppenträgern um, so treffen wir nur auf die Stegocephalen und Gymnophionen. DE MEIJERE und noch mehr MAURER (87. S. 274) scheinen in der That geneigt, hier die Urform der Säugetierschuppen zu suchen. Dem widerspricht aber doch ganz entschieden eine Vergleichung beider Gebilde. Während die der Säuger echte epidermoidale Hornschuppen sind, sind die der Amphibien verknöcherte Lederhautbildungen, die sich direkt an die der Fische anschließen. ZITTEL nennt zwar die Amphibien „meist nackte, zuweilen auch mit hornigen oder knöchernen Schuppen bedeckte Wasser- oder Landtiere (58. S. 337), doch ist es mir, trotz eifrigster Nachforschung, nicht gelungen etwas aufzufinden, was den Namen „hornige Schuppen“ verdiente. Indessen fiel mir bei vielen Anuren, insbesondere bei Hyliden und der Raniden-Gattung Thoracophorus eine sehr regelmäßige Körnelung bis

---

1) Nur DAVIES macht eine Ausnahme, auf die ich später zurückkommen werde.



Felderung der Bauchfläche auf, die in hohem Grade der Sohlen-Körnelung der Säuger ähnelt. Ich vermochte sie mit keiner der von LEYDIG<sup>1)</sup> beschriebenen Bildungen zu identifizieren und behalte sie mir event. für eine spätere Arbeit vor. Dem Augenscheine nach möchte ich sie als modifizierte Hautpanzerreste betrachten.

Es bleibt also nur übrig, die Schuppen der Reptilien als Ausgangspunkt für die der Säuger zu nehmen, wofür auch der auffallend ähnliche Bau beider spricht. Ich kann nur der Ansicht WEBER's beistimmen, wenn er die vorhandenen geringen Unterschiede für bedingt hält durch die „Verschiedenheiten, die der Reptilienhaut und Säugetierhaut als solcher eigen sind“ (74. S. 12).

Es wäre ja nicht völlig ausgeschlossen, daß aus den Schuppen der Amphibien ebenso die einander ähnlichen der Reptilien und Säuger hervorgegangen seien, wie, nach meiner Ansicht, aus denen der Reptilien die einander ebenso ähnlichen der Vögel und Säugetiere. Indes scheint mir der Sprung von den Amphibien zu letzteren, trotz der oben angedeuteten möglichen Vermittelung durch ihre Bauchkörnelung, zu groß, um wahrscheinlich zu sein, und die Vermittelung durch die Reptilienschuppe notwendig (S. 215—16).

Des weiteren handelt es sich nun darum, ob wir ein direktes Vererben der Reptilienschuppe annehmen wollen, oder, wie RÖMER, ein indirektes, durch Anlagen der Haut: „Nur das Vermögen der Haut, solche Papillen und Schuppen zu entwickeln, ist das von den Reptilien ererbte“ (79. S. 535). Ähnlich drückt sich zuerst auch WEBER aus, wenn er die Säugetierschuppen auffaßt „insofern als Bildungen *sui generis*, als auf dem Boden einer von den Reptilien her ererbten Bildung (Schuppenpapille) sich ein, geweblich den Nägeln sich anschließendes Gebilde (Schuppe, Hornschuppe) entwickelt hat“ (74. S. 12), oder wenn er sie „beide gemeinschaftlichem Boden entstammen“ (S. 19) läßt, oder gar, wenn er bei *Anomalurus* sagt: „Nur das Vermögen der Schwanzhaut, solche Schuppen zu bilden, betrachte ich als das Ererbte“ (S. 14). Später allerdings gesteht er: „Meine frühere Untersuchung leitete mich zu dem Schlusse, daß den Säugetieren früher allgemein ein Schuppenkleid zukam“ (85. S. 417).

Zu dieser letzteren Ansicht möchte ich mich mit aller Entschiedenheit bekennen. Spezielle Gründe für sie kann ich nicht

---

1) FR. LEYDIG, Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12, Bonn 1876.

angeben; aber ich glaube, daß diese ganze Arbeit ein fortlaufender Beweis für sie ist. Nur so erklären sich die zahlreichen Ähnlichkeiten im Baue der Säuger- und Reptilienschuppen, sowie ihre geringen Verschiedenheiten, die weite Verbreitung von Schuppen bei niederen Ordnungen, ihr allmähliches Verschwinden bei höheren und — last not least — die Schuppenstellung der Haare.

Also nicht auf Grund einer Anlage der Haut oder von ererbten Papillen haben sich die Ursäuger allgemein ein Schuppenkleid angelegt, sondern sie haben es als etwas Fertiges von ihren Vorfahren überkommen, dabei es aber selbstverständlich in dem Maße, wie sie selbst sich zu einer fest umrissenen Klasse herausbildeten, modifiziert.

Naturgemäß nehme auch ich nicht die heutige Klasse der Reptilien, sondern eine als Proreptilien zu bezeichnende als Vorfahren an.

Es erübrigt uns noch, einen Blick auf die Entstehung des Panzers der Gürteltiere zu werfen. RÖMER hat seine Phylogenie zwar vollkommen richtig erkannt, aber, wie mir scheint, von dieser Erkenntnis nicht den ihr zustehenden Gebrauch gemacht. Denn er betrachtet den Panzer für gewöhnlich als ein einheitliches Ganze, obgleich er selbst mehrere Male (79. S. 544, 548; 86. S. 528) hervorhebt, daß die Verknöcherung der Lederhaut sekundär eintrat. Er betont für sich selbst nicht genügend, daß der Panzer der Gürteltiere aus zwei, phylogenetisch durchaus verschiedenen Teilen besteht, wie er auch in seiner Gestaltung ein durchaus sekundäres Verhalten darbietet. Suchen wir dem Wege nachzuforschen, auf dem er entstand.

Daß die ältesten Vorfahren der Gürteltiere ein echtes Hornschuppenkleid trugen, ähnlich wie die Schuppentiere, nur noch nicht so differenziert, scheint auch RÖMER zuzugeben. Diese Schuppen bedeckten den ganzen Körper in Quer- und wahrscheinlich auch Längsreihen und lagerten dachziegelförmig. Sekundär, mit der Entstehung des Säugetierstammes, bildeten sich Haare, wahrscheinlich unter geringer Rückbildung der Schuppen. Durch Anpassung ans Graben, direkt hervorgerufen durch die Reize der Reibung und des Druckes der Sandmassen, fing die Lederhaut unter den Schuppen an zu verknöchern. Es entstanden Formen wie *Stegotherium* (76. S. 155), das sich noch die dachziegelförmige Lagerung der Panzelemente gewahrt hat, und *Eutatus* (76. S. 153), eventuell auch *Chlamydophorus*, mit Querreihen flacher Platten.

Hier trat eine Spaltung ein: unter kolossaler Vergrößerung des Körpers ward dieser verhältnismäßig unbeweglich. So konnten die Knochenkerne sich radial ausbreiten und verschmelzen zu dem einheitlichen Rückenpanzer der *Glyptodonten*, an dem nur noch seitliche Spalten die Art der Entstehung andeuten. Andererseits blieb bei geringer oder überhaupt nicht eintretender Vergrößerung des Körpers die Beweglichkeit gewahrt, wenigstens an seinem mittleren Teile. Hier wurden der Ausbreitung der Lederhaut-Verknöcherungen Schranken gesetzt: sie konnte nur noch seitlich vor sich gehen, direkt unter den Schuppenquerreihen, es entstanden die Gürtel. An den so wie so unbeweglichen Körperteilen, auf dem Kopfe, der Schulter und dem Becken, stand der radiären Verschmelzung nichts im Wege: es entstanden die Schilder der Gürteltiere.

Als Korrelationserscheinung fasse ich auf, daß die Verknöcherung nicht nur da sich bildete, wo Anpassung sie begünstigte, sondern auch an den hieran nicht beteiligten, „dem Lichte abgewandten“ Körperteilen. Selbstverständlich mußte sie da aber auf tiefer Stufe stehen bleiben.

Die Hornschuppen blieben von diesen Vorgängen nicht unberührt. Auch sie mußten an ihnen teilnehmen, indem sie sich den neuen Verhältnissen anpaßten, vor allem also flach wurden und mit den ihnen unterliegenden Knochenplatten in engeren Zusammenhang traten.

Daß das Haarkleid unter diesen Umständen eine Rückbildung erfahren mußte, ist klar. Nur die Haare konnten bestehen bleiben, die an den Grenzen verschmelzender Knochenplatten wurzelten.

Welche Stellung nun die heute lebenden Gürteltiere auf der phylogenetischen Stufenleiter einnehmen, das zu sagen, würde genauerer Untersuchung bedürfen. Nur das darf man vielleicht jetzt schon annehmen, daß die Formen mit den wenigsten Gürteln die jüngsten sind, die mit den meisten Gürteln und Haaren die ältesten. Doch werden natürlich mehrere Parallelreihen zu unterscheiden sein, von deren einer z. B. *Chlamydophorus* das Ende ist.

Daß ich mich mit diesen Ausführungen im Gegensatze zu DE MEIJERE und anderen befinde, ist mir wohl bewußt.

---

## VI. Haare und Schuppen.

Nach wie vor ist die Phylogenie der Haare in Dunkel gehüllt, das mir auch die interessanten Arbeiten MAURER's nicht

völlig zu lichten scheinen. Auch mir ist dies nicht vergönnt. Wohl aber glaube ich einen Fingerzeig geben zu können, der berufenere Kräfte vielleicht einen Schritt weiter führen kann.

Es ist seltsam, daß die vielen, sich mit vorliegendem Thema beschäftigenden Autoren nicht darauf aufmerksam geworden sind, daß Haare und Schuppen da, wo sie zusammen vorkommen, auch in engerem Zusammenhange stehen. Es fiel allerdings DE MEIJERE auf, und auch WEBER und RÖMER erwähnen es gelegentlich, daß die Haare nicht, wie die gewöhnliche Annahme ist, zwischen, sondern in den Schuppenpapillen wurzeln. Aber so wenig ist diese bedeutsame Thatsache klar erkannt worden, daß speziell WEBER sich in entgegengesetztem Sinne ausspricht, und RÖMER zwischen den Schuppen den Ort für die Entstehung der Haare sucht. — Ich kann mir nicht versagen, hier die frappantesten Citate anzuführen.

So sagt WEBER bei der Beschreibung des Biberschwanzes: „Der Schwanz ist dürrtig mit Haaren bekleidet, diese aber wurzeln, wie unsere Figur zeigt, in den großen Papillen“ (74. S. 15), dagegen in seinen „Bemerkungen“: „Stets fehlen auf den Schuppen Haare, wohl aber treten diese hinter, zuweilen auch zwischen den Schuppen auf“ (85. S. 416), und bei der Beschreibung des Befundes beim Ameisenbär: „Eine Regel besteht nur insoweit, als niemals Haare aus einer Schuppe hervortreten“ (74. S. 17).

RÖMER: „Zunächst die Borsten am Ende“ (an anderen Stellen „an der Spitze“) „einer jeden Schuppe, sodann die zahlreichen Haare mitten in der Papille“ (79. S. 528). Dagegen: „Die in der Mitte der Papille, d. h. zwischen den einzelnen Schuppen sich anlegenden Haare“ (!) (S. 531).

Nach DE MEIJERE ist es Regel: „dat achter elke schub een of meer haren stan“ (82. S. 2), „op bepaalde wijze daarachter gegroepeerd. Met opzet zeg ik hier en elders: daarachter“ (S. 130). Dagegen: „Ten kunnen het (die Haare) zijn aanhangselen der schubben“, da am Schwanze von Biber und an den Schuppen von Manis „de haren feitelijk wortelen in de lederhuidpapil“ (S. 131).

Es ist demnach begreiflich, daß MAURER die Beziehung der Haare zu den Schuppen als „eine rein topographische“ (77. S. 748 u. s. w.) auffaßt. Durch die Erkenntnis aber, daß die Haare immer in den Schuppenpapillen wurzeln, scheint mir allein schon eine innigere Beziehung gesichert zu sein. Und daß dies so ist, stehe ich nicht an zu behaupten. Sämtliche Figuren WEBER's und

RÖMER's wie auch Fig. 46 von KERBERT (37.) zeigen es auf das deutlichste, und auch alle Schnitte, die ich durch die Bauchhaut verschiedenster Individuen der Gattung *Dasypus*, durch Hand und Schwanz eines Rattenembryo und durch die Haut des Unterschenkels eines Igels gemacht habe, beweisen es auf das bestimteste. Und noch mehr! Ein jeder Blick auf eine beschuppte und behaarte Haut und eine einfache daran anschließende Überlegung beweisen, daß es so sein muß. Die Schuppen decken sich entweder dachziegelförmig oder stehen dicht nebeneinander. Unter ihrem hinteren Ende, seltener seitlich, treten die Haare heraus und zwar immer in sehr spitzem Winkel. Eine einfache Verlängerung derselben nach innen zu läßt erkennen, daß ihre Wurzel überhaupt nur in der Papille liegen kann. — Es stehen also die Haare nie auf den Schuppen, wie sich WEBER ausdrückt, sondern in ihnen, und sie treten an ihrem Hinterrande, da, wo sich der Hornbelag von der Haut abhebt, hervor. — Interessant ist der Befund DE MEIJERE's bei *Didelphys marsupialis* L., wo die 3 Haare aus je einer Bucht der Hornschuppe heraustreten (s. S. 164).

In scheinbarem Widerspruche zu diesen Ausführungen steht Fig. 19 von WEBER, die einen Schnitt durch die Schwanzhaut eines jungen Ameisenbäres darstellt. Hier scheinen die Haare allerdings zwischen den Schuppen zu entspringen, wie WEBER auch annimmt. Aber es muß doch erst entschieden werden, wo die Schuppe anfängt und wo sie aufhört. Wir haben es hier doch offenbar mit einer nicht mehr normalen Schuppe zu thun. Der dorsale, vordere, pigmentierte Teil ist scharf umgrenzt. Den ventralen, hinteren, farblosen Teil scheint WEBER als fehlend anzunehmen. Ich halte jedoch dafür, daß er vorhanden sei. Die ganze Konfiguration des Schnittes, sowie der Vergleich mit seinen übrigen, wie auch RÖMER's Abbildungen und meinen Schnitten, veranlaßt mich, als Grenze zwischen 2 Schuppen den kleinen, aber deutlichen Wall zu betrachten, der den pigmentierten Teil scharf proximalwärts abgrenzt. — Haben so die Austrittsstellen der Borsten noch ihren alten Platz gewahrt, so ist dies nicht der Fall bei der Wurzel. Durch die kolossale Größe der Borsten mußte sie mehr in die Tiefe gedrängt werden, so daß sie sich von ihrer Abhängigkeit von der Schuppenpapille frei machen konnte.

Dasselbe muß natürlich auch eintreten, wenn die Schuppen rudimentär werden, wenn das Haarkleid sich sehr verdichtet u. s. w., kurz jedes Mal, wenn sich das Verhältnis von Schuppe und Haar irgendwie zu gunsten des letzteren verschiebt. Es ist ja eine

stets wiederkehrende Erscheinung in der Entwicklungsgeschichte der Organismen, daß jedes entstehende Organ, Individuum u. s. w. sich mit zunehmender Ausbildung frei zu machen sucht von seinem Erzeuger.

Daß aber dennoch jenes Verhältnis noch lange seine Spuren hinterläßt, sehen wir in der weiten Verbreitung der Schuppenstellung der Haare, sowie in der Thatsache, daß sich embryonal überall am Säugetierkörper Cutispapillen anlegen (77. S. 737), auf deren Kuppe sich ein Teil der entstehenden Haare setzt (S. 748).

Eine andere Deutung für den interessanten Befund, daß an beschuppten Körperstellen die Haare in den Schuppenpapillen wurzeln, läge sehr nahe. Man könnte nämlich annehmen, daß dies Verhältnis rein mechanisch entstanden sei: Entweder seien alle zwischen den Schuppen wurzelnden, also ungünstig gelegenen Haare einfach ausgerottet worden, so daß nur die anderen übrig blieben, oder seien die Wurzeln durch den mechanischen Druck der Schuppen auf die Haare unter sie, d. h. in ihre Papille, gedrängt worden. Für letzteres schiene allenfalls die gedrängte Büschelstellung der Haare zu sprechen. Aber dennoch glaube ich, daß beide Annahmen keiner ernstlichen Widerlegung bedürfen.

Zudem habe ich schon oben durch das Citat aus RÖMER eine andere noch wichtigere Thatsache angedeutet, die einen positiven Beweis gegen diese Annahmen bildet und uns zugleich auf einen noch innigeren Zusammenhang zwischen Schuppe und Haar hinweist. Wie ein Blick auf RÖMER's Figuren 1, 2, 12, 15 lehrt, sind bei den Gürteltieren Haare verschiedener Größe vorhanden. Das größte, stärkste, die eigentliche Borste, steht immer an der Spitze der Schuppenpapille, so daß diese in sie auszulaufen scheint, wie RÖMER sich auch mehrere Male ausdrückt. An den Seiten stehen dann die kleineren Haare.

Das gleiche Verhalten finden wir überall da, wo Haare und Schuppen zusammen vorkommen, nur daß nicht immer das Mittelhaar sich durch Größe oder Stärke hervorzuthun braucht.

Von höchster Wichtigkeit ist nun, daß, wie LEYDIG (16. S. 685) weiter ausführte, bei den meisten Säugern die Haare in Gruppen stehen, so daß immer eines, das stärkste, das „Mittelhaar“ (middenhaar DE MEIJERE's) das Haupthaar ist, um das sich die anderen, kleineren, die „Nebenhaare“ anordnen.

DE MEIJERE und WEBER nehmen an, daß eine Gruppe von 3 Haaren das Ursprüngliche gewesen sei, aus der sich durch Reduktion die minderzähligen, durch Vermehrung die vielzähligen

entwickelt haben. JENTINK, der diese Anzahl auch auf dem Schwanze und den Pfoten seiner *Mus armandvillei* findet, sieht darin „a highly important and interesting law of nature of a very far reaching significance“ (80. S. 81).

Äußerst bedeutsam ist nun, daß auch am Laufe von Vögeln gelegentlich Entsprechendes auftritt. Bei Jungen legen sich öfters am beschilderten Laufe Federn an, die dann auf den Schildern stehen, oder, viel häufiger, unter ihrem distalen Rande heraustreten. Das Verdienst, zuerst hierauf aufmerksam gemacht zu haben, gebührt meines Wissens JEFFRIES und DAVIES. Leider machen beide gewaltsame Erklärungsversuche, um ihrem Befunde jede Bedeutung zu nehmen. Ersterer macht sich die Sache sehr leicht: „The fact that feathers grow upon scuta shows them to be distinct structures“ (45. S. 237).

DAVIES sucht wenigstens eine Erklärung zu geben: „Die natürliche Erklärung dieser Thatsachen scheint folgende zu sein: Der Besitz von kleinen Federn auf dem Laufe und auf der oberen Fläche und an den Seiten der Zehen ist der primitive Zustand. Diese Federn wurden zuerst rudimentär und begannen zu verschwinden. Die vorhandenen Laufschuppen und Schilder nahmen ihren Ursprung als Verdickungen der Haut rings um die Ansatzstellen dieser Federn, und die Halbringe entstanden jeder durch die Verschmelzung von mindestens zwei solcher Hautverdickungen“ (64. S. 605—606). Zu derselben Erklärung für die Schuppen der Säugetiere war, eigentümlicher Weise, auch ich nach meinen ersten Voruntersuchungen, unabhängig von DAVIES, gekommen. Dennoch glaube ich, sie jetzt nicht mehr widerlegen zu müssen.

Wir haben hier eine einfache Parallele zu unserem Befunde bei Säugetieren. Sie berechtigt uns zu folgendem Schlusse: Haare und Federn stehen in innigem Zusammenhange, offenbar phylogenetischer Natur, mit den Schuppen. Diese scheinen die gemeinsame Grundlage zu sein, aus der jene in divergenten Richtungen entstanden sind. Nach WEBER können wir uns ausdrücken: Gemäß den Verschiedenheiten im Organismus der Vögel und Säugetiere, infolgedessen auch ihrer Haut, mußten sich aus derselben Basis verschiedene Gebilde entwickeln.

Wie nun im einzelnen der Zusammenhang ist, wie die Phylogenie verlaufen sein mag, das entzieht sich einstweilen noch unserer Beurteilung. Es wäre ja leicht eine Anzahl mehr oder minder wahrscheinlicher Hypothesen aufzustellen, von denen die

anderen Ortes (S. 90) auch von mir vertretene manches für sich hat, nach der sich die Wege gestaltet hätten:

einerseits: Schuppe — Embryonaldune — Feder;

andererseits: Schuppe — Stachel — Borste — Haar.

In der That scheint mir für diese Ableitung mehreres zu sprechen. Es sei mir daher gestattet, kurz einige Gründe für sie anzuführen.

Diese Ableitung der Feder ist ja so allgemein angenommen, daß ich auf sie nicht einzugehen brauche. Selbst DAVIES, der die Laufschilder der Vögel für sekundäre Bildungen ansieht (s. S. 211), stimmt ihr bei.

Anders ist es mit der Ableitung des Haares, wo sich viele gewichtige Stimmen gegen die oben angenommene erheben. Die Stimmen „für“ stützen sich besonders auf die Ähnlichkeiten in der Entwicklung von Dune und Stachel, die mehr als bloße Konvergenzen zu sein scheinen. Selbst die Borsten zeigen, wenigstens nach LWOFF (47. S. 163 u. s. w.), fast dieselben Befunde wie eine Dune. Und daß wir die Haare durch die Borsten von Stacheln ableiten müssen, oder umgekehrt, ist unzweifelhaft. Nur eben über die Hauptsache, die Richtung, ist man trotz aller Untersuchungen noch nicht ins Klare gekommen.

In neuester Weise hat MAURER seine Stimme entschieden gegen die oben vertretene Annahme erhoben. Doch scheinen mir nicht alle seine Gründe stichhaltig. So, wenn er z. B., gestützt auf GEGENBAUR, die Unterschiede der ersten Entwicklung ins Feld führt. So fest ich auch von der Richtigkeit des biogenetischen Grundgesetzes überzeugt bin, so wenig vermag ich einzusehen, daß wir es hier direkt anwenden müssen. Wie WEBER bin auch ich geneigt, hier cenogenetische Verhältnisse anzunehmen. Daß Schuppen und Federn gleiche erste Entwicklungsstadien aufweisen, ist ja kaum anders zu erwarten. Machen doch Reptilien und Vögel ihre erste Entwicklung unter fast gleichen Umständen im Ei durch. Daß dagegen beim Säugetiere, dessen Embryo ungleich längere Zeit inmitten des Uterus, schwimmend im Fruchtwasser, geborgen ist, gerade die ersten Entwicklungsstadien der äußeren Haut cenogenetisch werden, daß vor allem die schützende Körperbedeckung, die hier ja ganz anderen physiologischen Einflüssen ausgesetzt ist und ganz andere physiologische Verrichtungen zu erfüllen hat, gerade in ihrer Entwicklung andere Verhältnisse darbietet, ist ja eigentlich selbstverständlich.

Nun sind noch Schuppen und Federn große Gebilde mit kolossaler Verhornung, die um so dringender und um so früher einer



ernährenden Lederhautpapille bedürfen. Zögert doch MAURER nicht, auch das frühzeitige Auftreten der Papille in den großen Tasthaaren als Cenogenie, bedingt durch Ernährungsverhältnisse, zu erklären (77. S. 752).

Warum MAURER die Tieflagerung des Haares als primär angesehen haben will (S. 751), ist mir nicht recht einleuchtend. Sollte man nach seiner Theorie nicht gerade das Gegenteil erwarten?

Einen großen Wert legt MAURER auf die Gestalt der betreffenden Gebilde. Das Haar sei nach ihm immer rund; glatte Haare seien Ausnahmen (S. 754); Feder und Schuppe sind ja bilateral-symmetrisch. Diese Ansicht dürfte sich betreffs der Haare nicht mit der Wirklichkeit decken. Ovale Haare kommen, nach WALDEYER und FRITSCH (69. S. 174), beim Menschen sehr häufig vor; für niedrigere Rassen sind sie sogar charakteristisch. Und ebenso findet man sie bei niederen Säugern sehr häufig. So sind vor allem die Haare der Monotremen abgeplattet, ebenso haben Ameisenbär, die Faultiere, Maulwürfe, Spitzmäuse u. s. w. flache Haare, und was noch interessanter ist, Xerus und Platacanthomys, die Greifstachler und selbst die jungen Stachelschweine flache Stacheln. Ich bin fest überzeugt, daß bei genauerem Suchen sich diese Liste ebenso sehr vermehren würde, wie ich es bei der der Schuppenvorkommnisse zu thun vermochte. Soweit ich feststellen konnte, stehen diese abgeplatteten Haargebilde ebenso wie die Schuppen und Federn bilateral-symmetrisch, d. h. parallel der Körperoberfläche.

Merkwürdigerweise sind oft nur die Endteile flach, also die erst entstandenen. Ähnlich ist ja auch bei der Feder die erste Anlage flach, und wird dann drehrund, um erst zuletzt wieder symmetrisch zu werden (37. S. 31—32, 77. S. 750).

GOETTE behauptet allerdings, daß die flachen Haare entstanden seien durch den Druck, den die Haarwurzel durch ihre Umgebung zu erleiden hat (30. S. 317).

Eine auffällige Analogie mit meinen Befunden weisen die schon oben (S. 211) erwähnten von JEFFRIES und DAVIES auf, nach denen auch an den Lauschuppen Federn vorkommen, und zwar in derselben Stellung zu diesen, wie sie die Haare zu ihren Schuppen zeigen. Man vergleiche nur Fig. 32 von DAVIES mit Fig. 46 von KERBERT und 15 von RÖMER, und noch mehr Fig. 34 (DAVIES) mit 17 von WEBER. Größere Homologien sind ja kaum denkbar und sie zwingen unwiderstehlich zum Glauben an nahe verwandtschaftliche Beziehungen von Schuppen, Federn und Haaren.

Wie man sich nun im einzelnen das Entstehen des Haares denken will, muß wohl noch dem persönlichen Ermessen anheim gestellt werden. DE MEIJERE führt 2 Möglichkeiten an: einmal, die Haare seien „gewyzigde schubben: het schubkleed is dan gedifferentieerd: eenige schubben hebben haar vorm bewaard, andere zijn in haren overgegaan“ (82. S. 131); oder zweitens, sie seien „aanhangselen der schubben“ (ibid.). Wie man sich beides vorstellen soll, giebt er nicht an.

Ob die Schuppen sich zu Stacheln umwandeln, indem sie sich etwa zuerst krallenförmig zusammenbogen, wie z. B. die seitlichen Schwanzschuppen der Maniden; ob Riefen auf den Stacheln oder nur die stärkere Mittelrippe, die oft in einen kleinen, stachelartigen Fortsatz ausläuft (s. S. 171), den Ort der Entstehung anzeigen; ob der Weg der Entwicklung des Stachels zur Borste uns durch den feinen fadenförmigen Fortsatz, der die Stacheln der jungen Stachelschweine verlängert (S. 184) angegeben wird? u. s. w.: Das sind heute noch nur mehr oder minder wahrscheinliche Vermutungen, für die sich triftige Gründe nicht anführen lassen.

Für mich scheitern sie von vornherein alle an der einen Tatsache, daß wir heute noch Schuppen und Haare wohl entwickelt zusammen vorkommen sehen, und daß die Papille der letzteren in der der ersteren wurzelt.

Einen anderen, vielleicht wahrscheinlicheren Gedankengang weisen uns die interessanten Untersuchungen MAURER's.

Schuppen, Federn und Haaren ist Eines gemeinsam: die große, mit Nerven versehene Lederhautpapille. Bei ersteren bildet sie die Schuppe selbst, bei den Federn scheint sie sich zu der Federpapille umzubilden, bei letzteren umschließt sie, wenn auch nicht immer, die Haarpapille.

Gegen die Annahme, daß sich die Papille der Reptilienschuppe umbildet zu der der Vogelfeder, sprechen allerdings mit ziemlicher Entschiedenheit jene Befunde von DAVIES (64). Denn wie seine Figuren 32 und 34 zeigen, umschließen auch hier die Schuppen- (Schilder-) Papillen die der Federn. Indes mag hier vielleicht ein sekundäres Verhalten vorliegen. — Für die Annahme spricht vor allem die Entwicklung der Feder, bei der die ganze, große, flache Papille die Federpapille wird und dann der Umstand, daß diese mit Nerven versehen ist.

Bei den Haaren ist diese große Papille nicht immer mehr vorhanden. Indes treten überall am Säugetierkörper Cutispapillen auf, oft in sehr früher Periode (77. S. 737), auf deren Kuppe sich

dann Haaranlagen setzen (S. 748). MAURER selbst sieht sie an als „unzweifelhaft homolog der ersten Federpapille und der Anlage der Reptilienschuppe“ (S. 749). WEBER stimmt dem bei (85. S. 414), und ich halte jede andere Deutung für ausgeschlossen. Denn sie haben wie diese Nerven: Die an das Haar herantretenden Nerven „lassen die Haarpapille frei, verzweigen sich aber im Bereich der großen, primären Koriumpapille, welche auf ihrer Kuppe die Haaranlage trägt“ (77. S. 749). Es ist also wohl zu unterscheiden zwischen 2 verschiedenartigen Papillen: der großen, flachen, die homolog ist der Schuppenpapille der Reptilien und Säuger und der Federpapille der Vögel und dann der eigentlichen Haarpapille, die in jener ihren Ursprung hat.

Wie man sich dies zu denken habe, ist auch hier leider noch nicht zu ersehen. Die einzige, bis jetzt aufgestellte Theorie, die hiermit überhaupt in Einklang zu bringen wäre, ist die MAURER'S. Ich kann mir aber nicht verhehlen, daß mich besonders ein Punkt stutzig macht. Sind die Haare aus Hautsinnesorganen entstanden, so ist, nach dem biogenetischen Grundgesetze, doch zu erwarten, daß auch jetzt noch Nerven an die Haarpapille, mindestens aber an ihre Anlage herantreten. Daß sich aber nur die finden, die der Primitivpapille angehören, ist, wie mir scheint, doch ein Umstand, der nicht übersehen werden darf.

Wenn wir nun jener Primitivpapille, wie wir sie wohl nennen dürfen, weiter nachgehen, so finden wir auch bei den Amphibien große Lederhautpapillen, auf denen ebenfalls öfters Verhornungen, Cuticularbildungen u. s. w. auftreten (87. S. 264). Wie mir scheint, ist auch MAURER geneigt, diese den großen Lederhautpapillen der höheren Wirbeltiere zu homologisieren. Ich möchte das unter allen Umständen thun. Aber ich möchte sie sogar noch weiter zurückführen und glaube, daß dem nichts im Wege steht, sie den Papillen der Selachier zu homologisieren, auf denen die Hautzähnnchen entstehen.

An Stelle der seither gebräuchlichen Homologisierungsversuche zwischen den Horngebilden der höheren Wirbeltiere können wir jetzt also mit ziemlicher Bestimmtheit folgende Annahme vertreten:

Die großen Lederhautpapillen, auf denen die Hautzähne der Selachier sitzen, bleiben bei den Amphibien bestehen, unter Rückbildung der Zähne. An deren Stelle treten zuerst, bei den Wasseramphibien, andere Cuticularbildungen, dann, bei

den Landamphibien, Verhornungen. Bei den Reptilien entwickeln sich diese zu Schuppen, die sich bei den Vögeln am Laufe erhalten, am übrigen Körper zu Federn umbilden. Bei den Säugern lassen sie aus sich die Haare hervorgehen, bleiben aber neben diesen noch lange erhalten, mit Vorliebe an den Gliedmaßen und am Schwanze, in einzelnen Fällen sich sogar durch Anpassung weiter ausbildend.

### Anhang.

Es erübrigt uns noch, mit einigen Worten der Monotremen zu gedenken. Früher, als ich bei ihnen noch nichts, was ich mit Schuppen hätte in Zusammenhang bringen können, gefunden hatte, glaubte ich sie aus der geraden Reihe der Säugetiere ausschließen zu müssen (90.). Inzwischen stießen mir aber die Litteraturangaben von LEYDIG und KLAATSCH auf, die ich S. 163 berücksichtigt habe. Selbstverständlich kann ich nach ihnen nicht entscheiden, ob wir es hier thatsächlich mit einschlägigen Gebilden zu thun haben, oder mit Spezialanpassungen, die ja an solcher Stelle nicht auffallen würden.

Ich hoffte, vielleicht in den Stacheln eine Vermittelung zu finden. Eigene Untersuchungen stellte ich hierüber keine an, und in der Litteratur fand ich fast nichts. Aber das Wenige sprach gegen eine Homologisierung der Echidna-Stacheln und der übrigen Säuger. Während bei letzteren, analog den Dunen, die inneren Teile strahlenförmig angeordnet sind, sind sie es bei ersteren in queren Abteilungen (15. S. 397). Und während die übrigen Stacheln eine eigene, glatte Muskulatur besitzen, sind die des Ameisenigels tief in den Hautmuskel eingesenkt (16. S. 713). Und auch ihre Anordnung scheint nicht die an Schuppen erinnernde zu sein, wie sie uns in schönster Ausbildung beim Stachelschweine (s. S. 183) entgegentritt, wenn sie auch, nach COLLET (49. S. 152), nicht ganz unregelmäßig ist. Ja WELCKER fand sogar bei Echidna am Kopf und Bauche um je 1 Stachel 5—10 schwächere Haare stehen, die aus einem Halse heraustraten, und bei Ornithorhynchus eine Verteilung in einzeln stehende starke Stichelhaare mit abgeplattetem Endstücke und je 15—30, eine enge Gruppe bildende, feine seidenartige Haare (24. S. 69—70).

Selbstverständlich darf ich nicht wagen, daraus phylogenetische Schlüsse zu ziehen.

---

## Litteratur-Verzeichnis.

- 
- 1) CUVIER, G., Vergleichende Anatomie. Übersetzt von J. F. MERKEL, Bd. 2, Leipzig 1809.
  - 2) YARRELL, W., On the anatomy etc. of the *Ctenodactylus Massonii* GRAY. Proc. Zool. Soc. London, Pt. I, 1830—31, S. 48.
  - 3) WOODS, H., On the claw of the tip of the tail of the Lion (*Felis Leo* L.). Ibid. 1832, S. 146.
  - 4) OGILBY, W., Remarks upon *Chironectes yapock*. Ibid. 1836, S. 56.
  - 5) The zoology of the voyage of H. M. S. BEAGLE. Pt. II. Mammalia by G. R. WATERHOUSE. London 1839.
  - 6) The Naturalist's Library. Mammalia. Vol. XI. Marsupialia by G. R. WATERHOUSE. Edinburgh 1841.
  - 7) FRASER, L., On two specimens of *Manis*. Proc. Zool. Soc. London, 1843, S. 53.
  - 8) GRAY, J. E., Description of a new genus of Insectivorous. Mammalia or Talpidae from Borneo. Ibid. 1848, S. 23.
  - 9) KÖLLIKER, A., Mikroskopische Anatomie. II. 1. Leipzig 1850.
  - 10) PETERS, W., Reise nach Mossambique. Zoologie I. Berlin 1852.
  - 11) TEMMINK, C. J., Esquisses zoologiques sur la côte de Guinée. Pt. I. Mammifères. Leiden 1853.
  - 12) MÜLLER, JOH., Bericht über ein neu entdecktes Cetaceum aus Radoboy, *Delphinopsis Freyeri*. Wiener Sitz.-Ber. math.-naturw. Kl., Bd. 10, 1853.
  - 13) GASKOIN, J. G., On a peculiar variety of *Mus musculus*. Proc. Zool. Soc. London, 1856.
  - 14) BLASIUS, J. H., Naturgeschichte der Säugetiere Deutschlands. Braunschweig 1857.
  - 15) GIEBEL, C. G., Die Säugetiere. Leipzig 1859.
  - 16) LEYDIG, FR., Über die äußeren Bedeckungen der Säugetiere. Arch. Anat. Phys., Leipzig 1859.
  - 17) — Über den Schwanzstachel des Löwen. Ibid. 1860.
  - 18) PRINZ WIED, M., Verzeichnis der auf seiner Reise in Nordamerika gesammelten Säugetiere. Arch. f. Naturg. Berlin 1862, Bd. 1.
  - 19) MEYER, H. v., *Delphinopsis Freyeri* MÜLL. aus dem Tertiär von Radoboy. Palaeontographica, XI, 1863—64.
  - 20) GRAY, J. E., Notice of a new species of Porpoise (*Phocaena tuberculifera*). Proc. Zool. Soc., 1865.
  - 21) BURMEISTER, H., Description of a new species of Porpoise in the Museum of Buenos Ayres. Ibid. 1865.
  - 22) — Bemerkungen über die Arten der Gattung *Glyptodon* im Museo publico de Buenos Ayres. Arch. Anat. Phys., Leipzig 1865.
  - 23) — Einige Bemerkungen über die im Museum zu Buenos Ayres befindlichen *Glyptodonten*. Zeitschr. ges. Nat. 28, Berlin 1866.

- 24) WELCKER, H., Über die Entwicklung und den Bau der Haut und der Haare bei *Bradypus*. Abhdl. naturf. Ges. Halle, Bd. 9, 1866.
- 25) BLEY, C., Über Kaninchen mit Rattenschwänzen. Isis. Dresden 1867, S. 20.
- 26) SCHMIDT, M., Der großohrige Beuteldachs (*Perameles lagotis*). Zool. Garten, 1867.
- 27) GRAY, J. E., Notes on the variegated or yellow-tailed Rats of Australia. Proc. Zool. Soc. London, 1867.
- 28) — Synopsis of the species of *Sacomyninae* or Pouched Mice in the collection of the British Museum. Ibid. 1868.
- 29) OWEN, R., Anatomy of Vertebrates. Vol. III. London 1868.
- 30) GOETTE, A., Zur Morphologie der Haare. Arch. mikrosk. Anat., IV, 1868.
- 31) MILNE-EDWARDS, H., Physiologie et Anatomie comparée. T. X, Paris 1872.
- 32) BURMEISTER, H., Übersicht der Glyptodonten. Arch. f. Naturg., Berlin 1872, Bd. 1.
- 33) ANDERSON, J., Notes on *Rhinoceros sumatrensis* Cuv. Proc. Zool. Soc. London, 1872.
- 34) ALSTON, E. R., On *Anomalurus*, its structure and position. Ibid. 1875.
- 35) PETERS, W. e DORIA, G., Diagnosi di alcune nuove specie di Marsupiali appartenenti alla Fauna papuana. Ann. Mus. Civico Storia Natur. di Genova, Vol. VII, 1875.
- 36) ARNSTEIN, C., Die Nerven der behaarten Haut. Wiener Sitz.-Ber. math.-naturw. Kl., Bd. 74, Jahrg. 1876.
- 37) KEBBERT, C., Über die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 13, Bonn 1876.
- 38) ALSTON, E. R., On the Rodents and Marsupials collected by the Rev. G. BROWN in Duke-of-York Island, New Britain, and New Ireland. Proc. Zool. Soc., 1877.
- 39) COUBS, E. and ALLEN, J. A., Monographs of North American Rodents. Report of the U. S. Geol. Survey, XI, Washington 1877.
- 40) RIBBERT, H., Beiträge zur Anatomie der Hautdecke bei Säugtieren. Archiv für Naturgesch., 1878, Bd. 1.
- 41) PETERS, W. e DORIA, G., Enumerazione dei Mammiferi raccolti da O. BECCARI, L. M. D'ALBERTIS ed A. A. BRUIJN nella Nuova Guinea propriamente detta. Ann. Mus. civico, Genova, XVI, 1880.
- 42) PAGENSTECHER, H. A., Allgemeine Zoologie, 4. Teil, Berlin 1881.
- 43) DOBSON, G. E., On the natural position of the family *Dipodidae*. Proc. Zool. Soc., 1882.
- 44) JENTINK, F. A., Revision of the *Manidae*. Notes from the Leiden Museum, Vol. IV, 1882.
- 45) JEFFRIES, J. A., The epidermal system of birds. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. XXII, 1884.
- 46) DOBSON, M. A., On the myology and visceral anatomy of *Capromys melanurus*, with a description of the species. Proc. Zool. Soc. London, 1884.
- 47) LWOFF, W., Beiträge zur Histologie des Haares, der Borste, des Stachels und der Feder. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, T. 59, 1884.

- 48) ROCHEBRUNE, A. T. de, Faune de la Senegambie. T. I, Vertébrés, Paris 1883—85.
- 49) COLLET, R., On *Echidna acanthion* from Northern Queensland. Proc. Zool. Soc. London, 1885.
- 50) MIKLUCHO-MACLAY, Notes on Zoology of the Maclay-Coast in New Guinea II (1). On a new species of *Macropus*: *M. tibol*. Proc. Linn. Soc. N.-S.-Wales, Vol. X, 1885, Sydney 1886.
- 51) — On two new species of *Dorcopsis* from the South Coast of New Guinea. Ibid.
- 52) WIEDERSHEIM, R., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Jena 1887.
- 53) RAMSAY, E. P., Description of a new species of *Hapalotis* (*H. BOWERI*) from N. W. Australia. Proc. Linn. Soc. N.-S.-Wales (2 Series), Vol. I, 1886, Sydney 1887.
- 54) NOACK, TH., Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna von Ost- und Centralafrika. Zool. Jahrbücher, II, 1887.
- 55) THOMAS, O., Description of a new genus and species of Rat from New-Guinea. Proc. Zool. Soc. London, 1888.
- 56) — The Mammals of the Salomon Islands. Ibid.
- 57) — On the Mammals of Christmas Island. Ibid.
- 58) ZITTEL, K., Handbuch der Paläontologie. I. Abt. Paläozoologie, Bd. 3, München und Leipzig 1888.
- 59) THOMAS, O., Catalogue of the Marsupialia and Monotremata of the British Museum, London 1888.
- 60) KLAATSCH, H., Zur Morphologie der Tastballen der Säugetiere. Morph. Jahrb., Bd. 14, Leipzig 1888.
- 61) GÜNTHER, A., Note on a Bornean Porcupine, *Trichys lipura*. Proc. Zool. Soc. London, 1889.
- 62) THOMAS, O., Description of a new genus of Muridae allied to *Hydromys*. Ibid.
- 63) AMEGHINO, FL., Mammiferas fossiles de la Republica Argentina. Act. Acad. Nac. Cienc. en Cordoba. T. VI, Buenos Aires 1889.
- 64) DAVIES, H. R., Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden. Morph. Jahrb., XV, Leipzig 1889.
- 65) North American Fauna No. 1, 2, 3, 4. Mammalia by C. H. Merriam. U. S. Department of Agriculture. Division of Ornithology and Mammalogy. Washington 1889—90.
- 66) HAACKE, W., Über die systematische und morphologische Bedeutung bisher unbeachtet gebliebener Borsten am Säugetierkopfe. Ber. Senckenb. Naturf. Ges., Frankfurt a. M. 1889—90.
- 67) — Über Metamerenbildung am Säugetierkleide. Ibid.
- 68) DOBSON, S. E., A monograph of the Insectivora, systematic and anatomical. London 1882—1890.
- 69) RANKE, J., Der Mensch. Bd. 2. Leipzig und Wien 1890.
- 70) KÜKENTHAL, W., Über Reste eines Hautpanzers bei Zahnwalen. Anat. Anz., 5. Jahrg., 1890.
- 71) — Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrbücher, Bd. 5, 1891, Abt. f. Systematik.
- 72) NOACK, TH., Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna von Ostafrika. Mit. Naturh. Mus. Hamburg, Bd. 9, 1891. Erste Hälfte.

- 73) FLOWER, W. H. and LYDEKKER, R., An introduction to the study of Mammals. London 1891.
- 74) WEBER, M., Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Genus *Manis*. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien, Bd. 2, Leiden 1892.
- 75) JENTINK, F. A., *Pithechir melanurus*. Notes Leyden Mus., XIV, 1892.
- 76) ZITTEL, K., Handbuch der Paläontologie. 1. Abt., Bd. 4, München und Leipzig 1892.
- 77) MAURER, F., Hautsinnesorgane, Federn und Haaranlagen. Morph. Jahrbuch, XVIII, 1892.
- 78) OGILBY, J. D., Catalogue of Australian Mammals. Australian Museum, Sydney 1892.
- 79) RÖMER, F., Über den Bau und die Entwicklung des Panzers der Gürteltiere. Jenaische Zeitschr., Bd. 27, Jena 1893.
- 80) JENTINK, F. A., On a new species of Rat from the Island of Flores. Zool. Reise von Prof. M. WEBER, Bd. 3, Leiden 1893.
- 81) WEBER, M., Notizen über Säugetiere des Indischen Archipels. Ibid.
- 82) DE MEIJERE, J. C. H., Over de haren der Zoogdieren. Leiden 1893.
- 83) THOMAS, O., On some Mammals from Central Peru. Proc. Zool. Soc. London, 1893.
- 84) MATSCHIE, P., Über anscheinend neue afrikanische Säugetiere. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1893, Nr. 4.
- 85) WEBER, M., Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz., VIII, 1893.
- 86) RÖMER, F., Zur Frage nach dem Ursprunge der Schuppen der Säugetiere. Ibid.
- 87) MAURER, F., Zur Phylogenie der Säugetierhaare. Morph. Jahrb., XX, 1893.
- 88) HAACKE, W., Die Schöpfung der Tierwelt. Leipzig und Wien 1893.
- 89) — Gestaltung und Vererbung. Leipzig 1893.
- 90) REH, L., Die Schuppen der Säugetiere. Verhdl. Naturw. Ver. Hamburg, 1893, Dritte Folge I, 1894.

---

### Figuren-Erklärung

zu Taf. I.

- 
- Fig. 1. *Hesperomys* sp., rechter Hinterfuß, Dorsalseite, 2 : 1.
  - Fig. 2.       "       "       linker       "       Plantarseite, 2 : 1.
  - Fig. 3. *Aptenodytes antarctica* Forsk., linker Fuß, Dorsalseite, 1 : 1.
  - Fig. 4.       "       "       "       rechter Fuß, Plantarseite, 1 : 1.
  - Fig. 5. *Tatusia novemcincta* L., Ventralseite, 1 : 1.
-



# Bogenfurche und Balkenentwicklung bei der Katze.

Von

**Paul Martin,**

Prof. an der Tierarzneischule Zürich.

Mit Tafel II und 13 Figuren im Text.

---

## Einleitung.

Die vorliegende Arbeit gliedert sich in zwei Teile, von denen der erste die Entstehung und Umbildung der Bogenfurche bei der Katze, der zweite die Entwicklung des Balkens behandelt. Beide Teile stehen in Zusammenhang dadurch, daß der Balken einem Abschnitte der Bogenfurche entlang läuft und Fasern von Zellen bezieht, welche in der Umgebung dieser Furche gelegen sind.

Die Entstehung der Bogenfurche sowohl, wie auch die des Balkens sind beim Menschen und anderen Säugern schon mehrfach untersucht worden, und über den Balken liegen noch Untersuchungen bei niederen Wirbeltieren vor. Zwischen Katze und Mensch bestehen jedoch so bedeutende topographische Verschiedenheiten, daß der Versuch gerechtfertigt erscheint, die für vergleichende Betrachtungen einheitlichen Gesichtspunkte herauszusuchen. Und es finden sich deren in der That, wenn man die Entwicklung der Bogenfurche von Anbeginn an verfolgt.

Die **Bogenfurche** der Katze unterscheidet sich von der des Menschen sehr wesentlich in folgenden Dingen: Am ausgebildeten Katzenshirn, wie auch schon bei etwas älteren Embryonen fehlt der Nasalteil der beim Menschen so deutlichen „vorderen Bogenfurche“ (His) fast ganz, der hintere Abschnitt dieser Furche, welcher dorsal von der Balkenanlage hinzieht, bildet hingegen mit

einer Parallelfurche zusammen die Fissura supracallosalis. Die „hintere Bogenfurche“ oder Ammonshornfurche reicht im fertigen Zustande bei der Katze nur bis an die Ventralfläche des Splenium corporis callosi heran, während sie beim Menschen kaudal an diesem vorbei und dem Balken dorsal entlang läuft.

Am **Balken** liegt der Hauptunterschied zwischen Katze und Mensch in der bedeutenden kaudalen Ausdehnung des Corpus callosum selbst und des Septum pellucidum bei letzterer. Während das Splenium des Menschen seitlich unmittelbar an den Gyrus dentatus sich anschließt, biegt sich dieser Balkenteil bei der Katze viel weiter kaudal aus und drängt in gleicher Weise den hier gelegenen Abschnitt der Bogenfurche nach rückwärts. Letztere wird dadurch sehr häufig vollkommen unterbrochen, so daß in solchen Fällen zwischen der dorsal am Balken hinlaufenden Fissura supracallosalis und der Fiss. hippocampi gar kein Zusammenhang mehr besteht.

Die meisten dieser Verschiedenheiten springen dem kundigen Beobachter ohne weiteres in die Augen; meine Aufgabe wird es sein, klarzulegen, wie sie entstanden sind.

### Technik.

Die Ausführung der Arbeit betreffend sei folgendes eingeschaltet:

Den Stoff zu den Untersuchungen lieferten Katzenembryonen, deren jüngste von 1,3 cm größter Länge die ersten Anfänge der Bogenfurche zeigen. Von hier bis zu Embryonen von 13,5 cm größter Länge ist die Reihe vollkommen zusammenhängend. Der Vollständigkeit halber zog ich auch noch ältere und selbst ausgewachsene Tiere mit in den Rahmen der Besprechung.

Ein Teil der Gehirne wurde mit Lupenvergrößerung gezeichnet (s. Tafel). Fünfundzwanzig Gehirne aber wurden mit Boraxkarmin gefärbt, in Quer- und Sagittalschnittserien zerlegt und eine Anzahl derselben durch die Plattenmodellierungsmethode plastisch vergrößert. Dabei ergab sich, daß man vor der wissenschaftlichen Verwertung von Kunsterzeugnissen auf der Hut sein muß, wie solche durch die Härtung des noch außerordentlich weichen, embryonalen Gehirnes entstehen können. Es bilden sich manchmal Falten und Furchen, die morphologisch gar nicht vorhanden sind. Ebenso können aber auch thatsächlich vorkommende Furchen eine künstliche Abflachung oder Vertiefung erfahren, und alles das wird dem Beobachter um so gefährlicher, je mehr das Kunsterzeugnis mit der Wirklichkeit übereinstimmt. Serien, welche solche Mängel aufwiesen <sup>1)</sup>, wurden bei der Untersuchung gar nicht berücksichtigt und sind in den oben genannten 25 nicht eingeschlossen.

---

1) Es sind im ganzen drei.

### A. Die Bogenfurche.

Aus den Worten von His in seiner Arbeit über die Entwicklung des menschlichen Vorderhirns geht hervor, daß die Geschichte der Bogenfalte und ihrer Beziehungen zur Bildung des Corpus callosum, Septum pellucidum und Ammonshornes schon längst weiteren Kreisen bekannt ist, weshalb ich hier auf das Bekannte nicht näher eintrete. His selbst ergänzt die früher gefundenen Thatsachen durch neue. Nach seiner Darstellung entsteht an der medialen Fläche des Riechlappens als tiefer Einschnitt die Incisura prima, welche sich als „vordere Bogenfurche“ scheidelwärts emporzieht, ohne jedoch die hintere Bogenfurche zu erreichen. Sie endet vielmehr, allmählich seichter werdend, vor der Adergeflechtfurche. Die „hintere Bogenfurche“ oder Ammonsfurche legt sich ebenfalls schon früh als seichte Rinne in dem Teile der Hemisphärenwand an, welcher die Seitenfläche des Sehhügels deckt. Durch die vordere Bogenfurche wird die mediale Wand des Riechlappens in den vorderen Riechlappen oder Bulbusteil des Riechlappens und den hinteren Riechlappen getrennt, welche beide hohl sind und den Boden des Vorderhorns der Großhirnkammer bilden. Mit fortschreitender Vertiefung der Bogenfurche verengt sich der zwischen beiden Teilen dieser Höhlung des Riechlappens vorhandene Verbindungsgang.

Bei älteren Embryonen scheidet nach His die breit angelegte Bogenfurche den peripheren Streifen des Mantelgebietes von einem inneren Kerngebiete (BURDACH). Das zwischen Bogenfurche und Grenzsaum des Hemisphärenhirns gelegene Feld der medialen Großhirnwand, welches den Randbogen enthält, zerfällt aber durch eine Knickung des Limbus (Grenzsaums) in eine untere (nasale) und eine obere (kaudale) Abteilung. Da von der oberen Abteilung das Adergeflecht abgeht, nennt His dieselbe Area chorioidea des Randbogens, die untere Abteilung bezeichnet er als Area trapezoides. Das Trapezfeld ist nach vorn vom unteren Ende der Bogenfurche, nach hinten von der Lamina terminalis begrenzt, oben umzieht dasselbe ein sichelförmig gekrümmter Saum (Schnabelbogen, Arcus rostri), unten geht es in den hinteren Riechlappen über.

So weit His über die Bogenfurche des Menschen, und nun meine Befunde bei der Katze.

Auch bei diesem Tiere entstehen vordere und hintere Bogenfurche getrennt, um sich später zu einer zusammenhängenden Rinne zu verbinden, an welcher man aber deutlich einen Nasal- und Kaudalabschnitt unterscheiden kann <sup>1)</sup>.

---

1) In diesem Sinne ist die Bezeichnung Nasal- und Kaudalabschnitt der Bogenfurche in meiner zweiten Mitteilung im Anatomischen Anzeiger, Bd. IX, Nr. 15 aufgefaßt.

### Die vordere Bogenfurche

bemerkte ich zuerst auf Schnittserien von 1,3 cm langen Katzenembryonen. Sie tritt ziemlich später auf als die Adergeflechtfalte, welche schon bei 0,9 cm langen Föten vorhanden ist und zur Zeit der beginnenden Eintiefung der Bogenfurche bereits starke Kräuselungen ihrer Wand aufweist.



Fig. 1. Schiefschnitt durch das Gehirn eines 1,5 cm langen Katzenembryo.

Beim Embryo von 1,5 cm größter Länge reicht die vordere Bogenfurche bis in das Gebiet der Adergeflechtfurche, indem sie sich vom Riechlappen aus so weit dorsokaudal verlängert hat, daß sie (allmählich sich abflachend) eine Strecke weit mit letztgenannter Furche parallel läuft.

Ähnlich so verhält es sich beim Katzenfötus von 1,6 cm größter Länge. Die vordere Bogenfurche entspricht hier in ihrer Ausdehnung ungefähr der von His auf Taf. I, Fig. 8 abgebildeten. Berücksichtigt man dabei den Entwicklungsgrad des übrigen Gehirnes (Taf. II, Fig. 1 dieser Arbeit), so ist die Furche bei der Katze verhältnismäßig weniger weit vorgeschritten, und erfährt ihr Anfangsteil am Riechkolben niemals die bedeutende Vertiefung wie beim Menschen. Doch wird auch bei der Katze der Riechlappen durch die Furche in einen nasalen und kaudalen Teil getrennt, von denen der erstere in den kleinen, zipfelartig ventral sehenden Bulbus olfactorius ausläuft.

In der nun folgenden Zeit wird die Form der vorderen Bogenfurche ganz wesentlich durch den Richtungswechsel und die Vergrößerung des Bulbus olfactorius beeinflusst, welcher sich nasal verlängert, so daß seine Spitze beim Embryo von 2,2 cm größter Länge sich um einen rechten Winkel in nasaler Richtung gegenüber dem vorigen Embryo (1,6 cm) verschoben hat. Jetzt erscheint der Bulbus als das verlängerte Ende einer Windung, welche von dem auswärts der Bogenfurche gelegenen Teile des Gehirnmantels gebildet wird. Indem aber diese Windung bei ihrem Übergange in den Riechkolben sich mehr und mehr kaudalwärts auswölbt, wird der dort gelegene Teil der Bogenfurche abgeflacht, so daß diese schon beim Embryo von 2,9 cm Länge in zwei Abschnitte getrennt ist. Das ursprüngliche ventronasale Anfangsstück der Furche scheidet die beiden Teile des Riechlappens von

einander, während das abgeflachte Mittelstück als seichte Rinne die Verbindung zum dorsokaudalen Endabschnitte der vorderen Bogenfurche herstellt. Dieser letztere ist ziemlich tief und breit und läuft in spitzem Winkel auf den Limbus des Hemisphärenmantels zu, um dort, wo dessen Knickung liegt, in die breite Bogenmulde überzugehen.

(Als Bogenmulde bezeichne ich die flache, rinnenartige Vertiefung der Medialfläche des Lobus temporalis, welche der Hervorwölbung des Thalamus opticus entspricht und in deren ventralem Ende die „hintere Bogenfurche“ zuerst auftritt.)

Einige Zeit hindurch verändert sich nun die vordere Bogenfurche wenig (Taf. II, Fig. 2), so daß beim Embryo von 3,4 cm größter Länge das Bild im wesentlichen noch dasselbe ist. Beim 3,5 cm langen Fötus beginnen jedoch auch Anfangs- und Endteil dieser Furche sich abzuflachen, und schon beim 4 und 5 cm langen Embryo bilden beide nur noch flache Mulden, wie das aus Fig. 3, Taf. II hervorgeht.

Das im Riechlappen gelegene Anfangsstück bleibt von nun ab auch zeitlebens abgeflacht, während der dorsal vom Balken gelegene Endteil sich nochmals vertieft.

Das Schicksal dieses Endabschnittes der vorderen Bogenfurche bei der Katze ist von ganz besonderem Interesse.

Beim Embryo von 5 cm Länge, wo schon ein Balken von keulenförmiger Medianschnittfläche vorhanden ist, besteht zwischen dem Anfangs- und Endteile der vorderen Bogenfurche eine so ausgedehnte Unterbrechung, daß man den letzteren eher als Nasalende der hinteren Bogenfurche zu betrachten geneigt ist, wie ich das auch in meinen ersten Mitteilungen im Anatomischen Anzeiger that. Daß dem nicht so ist, haben wir gesehen, denn die Verbindung der vorderen Bogenfurche mit der hinteren ist auch bei der Katze erst sekundärer Natur, wie beim Menschen.

Es zieht sich nun das Endstück der vorderen Bogenfurche in geringer Entfernung um der Balkenanlage entlang und bleibt auch in Zukunft trotz zeitweiliger Abflachung dessen Begleiterin (Fig. 4, Taf. II). Balken und Bogenfurche schmiegen sich in ihrer Form so aneinander, daß letztere beim Embryo von 10 cm Länge denselben Haken bildet, wie dieser. Das ventrale Endstück des Hakens geht dabei natürlich in die hintere Bogenfurche über (Fig. 5, Taf. II). Zwischen Balken und Bogenfurche liegt ein schmaler Streifen Rindenmasse, die Anlage der Striae longitudinales laterales.

Diese letzteren aber sind beim 10 cm langen Embryo (Fig. 6, Taf. II) und auch noch kurze Zeit später durch eine seichte Rinne jederseits vom Balken abgesetzt, deren Kaudalteil bald Bedeutung gewinnt. Ich will diese Rinne als seitliche Balkenfurche bezeichnen und sofort betonen, daß sie die Striae laterales von den Striae mediales trennt und zum größten Teil vergänglicher Natur ist, denn bald (Embryo von 12 und 13 cm Länge) werden die Striae longitudinales samt der seitlichen Balkenfurche mit in das nochmals sich vertiefende Endstück der vorderen Bogenfurche hereingezogen (Fig. 7, Taf. II). Nur am Genu und Splenium corp. call. verhält es sich anders. Am Splenium vertieft sich die seitliche Balkenfurche bedeutend und geht, nachdem sie dicht um den Balkenwulst herumgelaufen ist, in jene flache Rinne über, welche den Gyrus dentatus vom Fornix scheidet (Fig. 5, 6 u. 7, Taf. II). Der dort gelegene, hakenförmige Abschnitt der Bogenfurche wird äußerst undeutlich oder verschwindet ganz, so daß die hintere Bogenfurche oft außer aller Verbindung mit der vorderen ist (Fig. 8, Taf. II).

Auch am Genu werden die Striae und die seitliche Balkenfurche nicht so weit in die Tiefe der Bogenfurche gezogen wie über dem Balkenkörper, so daß beide auf der Medialfläche der Hemisphäre sichtbar bleiben (Fig. 8, Taf. II).

Die, aus vorderer Bogenfurche und seitlicher Balkenfurche entstandene, neue Spalte wird bei den Haustieren als Fissura supracallosalis bezeichnet und unterscheidet sich nach dem Gesagten in wesentlichen Stücken von dem entsprechenden Teile der Bogenfurche des Menschen. Sie bedingt die scharfe Abgrenzung des embryonalen Splenium von dessen Umgebung.

Über die Entstehung der

#### **hinteren Bogenfurche**

will ich mich nicht sehr verbreiten. Sie tritt zuerst als sekundäre Vertiefung der Bogenmulde in deren temporalem Ende auf, ist dort am tiefsten und flacht sich dorsal allmählich ab. Sie ist schon beim Embryo von 2,2 cm größter Länge deutlich entwickelt, erreicht hier jedoch die vordere Bogenfurche bei weitem nicht. Dies kommt allmählich durch Vertiefung und Verlängerung gegen den Balken hin zustande, und kann erst beim Embryo von 4,5 cm Länge von einer Verbindung beider Furchen geredet werden (Fig. 3 u. 4, Taf. II).

Wie an der vorderen Bogenfurche die Striae laterales hereingezogen wurden, so wird hier bei fortschreitender Vertiefung der hinteren Bogenfurche der Gyrus dentatus etwas mehr gegen diese verschoben, jedoch so, daß immer noch ein ziemlicher Streifen des Gyrus dentatus aus der Bogenfurche hervorsieht und die Rinne zwischen Gyrus dentatus und Fornix  $1\frac{1}{2}$ —2 mm vom Rande der Bogenfurche entfernt bleibt. Daß diese Rinne mit der seitlichen Balkenfurche homologisiert werden muß, liegt auf der Hand, und ich glaube, bei der Beständigkeit ihres Vorkommens ihr den Namen *Fissura gyri dentati* geben zu dürfen.

Ich will nun zum Schlusse eine Beschreibung der besprochenen Teile am ausgebildeten Katzensgehirne geben.

Das nasale Anfangsstück der vorderen Bogenfurche ist ganz rudimentär; durch eine seichte Rinne, in welcher eine Arterie verläuft, steht es in Verbindung mit der Fiss. supracallosalis. Diese Rinne ist leicht geschlängelt und war samt der Arterie schon beim 4,5 cm langen Embryo zu bemerken; auch auf Fig. 8, Taf. II ist sie angegeben und dürfte wohl als umgeänderter Rest des Mittelteiles der vorderen Bogenfurche betrachtet werden. Am Genu corp. callosi sind Bogenfurche und seitliche Balkenfurche von einander getrennt, so daß hier die Striae laterales als weißer Bogen zu Tage treten. Längs des ganzen Balkenkörpers jedoch sind die Striae laterales so stark abgeflacht, daß die seitliche Balkenfurche verschwindet. Am Splenium endlich werden die Striae nochmals höher und dadurch beide Furchen wieder getrennt sichtbar.

Die seitliche Balkenfurche läuft, gegen früher, sehr stark abgeflacht um das Splenium und geht im Bogen in die Fissura gyri dentati über. Die vordere Bogenfurche bildet, wie die vorige, hier ebenfalls ein S, ist sehr flach und reicht bis zu der plötzlich tief daran anschließenden hinteren Bogen- oder Ammonsfurche. Die Striae laterales aber biegen mit um das Splenium herum und gehen unmittelbar in den am Balkenende kaudal umgebogenen Gyrus dentatus über, während die Striae mediales, welche am Splenium beträchtlich verdickt sind, durch das Übergangsstück zwischen Fissura gyri dentati und seitlicher Balkenfurche von den Striae laterales getrennt sind.

## B. Der Balken.

### Geschichtliches.

Die nicht geringe Anzahl von Arbeiten über die Balkenentstehung ist ein Beweis für die Wichtigkeit, welche man diesem

Gegenstände schon von jeher beigemessen hat. Wenn trotzdem noch in der neuesten Zeit Untersuchungen hierüber gemacht wurden, so kann das nur die Folge einer unbefriedigenden Lösung der Frage sein. Zuletzt hat sich MARCHAND mit der Entwicklung des Gehirnbalkens beim Menschen beschäftigt, und ohne seine Veröffentlichung zu kennen, hatte ich bei den Vorarbeiten zum Kapitel „Gehirn“ in der 3. Auflage der FRANCK'schen Anatomie der Haustiere den Katzenbalken von seiner ersten Anlage an verfolgt. Als ich nun MARCHAND's Arbeit zu lesen bekam, fand ich eine große Ähnlichkeit zwischen Menschen- und Katzenbalken in den Anfangszuständen, in der Weiterentwicklung jedoch treten wesentliche Verschiedenheiten auf, welche sich namentlich durch das Verhältnis zwischen Ammonshorn und Balken kundgeben.

Wie ich schon in einer kurzen Mitteilung im Anatomischen Anzeiger betont habe, und wie auch vorn bei der Bogenfurche erwähnt, reicht das Splenium corp. callos. bei den Haustieren viel weiter kaudal als beim Menschen, und wird infolgedessen die Bogenfurche an dieser Stelle entweder ganz verwischt oder doch zum mindesten sehr stark abgeflacht. Stets ist sie in S-förmigem Bogen weit nach hinten verschoben. Infolgedessen kommt der dorsonasale Teil (das Balkenende) der Ammonshörner ventral vom Balken zu liegen, was beim Menschen deswegen nicht der Fall ist, weil hier die Ammonshörner gerade seitlich vom Splenium ausbiegen. Dieser scheinbare Widerspruch löst sich auf, wenn man das Verhältnis des Balkens zur Bogenfurche von Anfang an verfolgt. Man verzeihe mir daher, wenn ich ganz von vorn beginne. Es wird sich zeigen, daß ich in manchen Dingen MARCHAND's Befunde bestätige, in anderen ergänze und zudem eine Anzahl neuer Thatsachen beifüge.

### Litteratur.

Wohl niemand wird erwarten, daß ich die von anderen Forschern, besonders aber von MIHALKOWICS sehr eingehend gewürdigten, älteren Arbeiten über die Balkenentstehung nochmals näher bespreche. Ein kurzer Überblick über dieselben soll genügen. Um so gründlicher will ich dagegen über die neueren Arbeiten von MIHALKOWICS an, namentlich aber über MARCHAND's Untersuchungen berichten:

Die Hauptfrage, mit welcher sich die älteren Forscher beschäftigten, war die, ob der Balken sich von Anfang an in allen seinen Teilen anlege oder nicht. Während eine Anzahl der Untersucher, namentlich REICHERT, SCHMIDT und v. KÖLLIKER, für die erstere Ansicht eintraten, ließen andere zuerst den Nasalteil des Balkens (das Genu) entstehen und hierauf den übrigen Balken sich daran an-



schließen. Dabei sollte eine vorherige Verwachsung der Randbögen dem Übertritte der Balkenfasern auf die entgegengesetzte Seite den Weg bahnen. Das Corpus callosum entsteht nach SCHMIDT zwischen äußerem und innerem Randbogen<sup>1)</sup>.

Auch MIHALKOWICS ist noch der Anschauung, daß der Knieteil des Balkens zuerst entstehe; Körper und Wulst werden von vorn nach hinten angesetzt. Die medialen Hemisphärenwände nähern sich vor der Schlußplatte gegenseitig, verwachsen und lassen dann die Balkenfasern herübertreten. Bei Säugetieren ist diese Verwachsung eine vollständige, beim Menschen findet sie nur an dem Rande einer dreieckig geformten Stelle vor der Schlußplatte statt. Aus den verwachsenen Randbögen bildet sich Körper und Wulst des Balkens. Ein Wachstum des Balkens durch Zwischenlagerung (Intussusception) zwischen die bereits gebildeten Fasern stellt MIHALKOWICS in Abrede.

Daß das Balkenknie bei den Säugern weniger scharf geknickt ist als beim Menschen, mag nach MIHALKOWICS mit der geringen Ausbildung des Stirnlappens zusammenhängen. Je höher stehend ein Säugetier ist, um so besser ist nach MIHALKOWICS der Balken entwickelt; die Monotremata und Marsupialia besitzen nur einen kurzen, beinahe ganz vor dem dritten Ventrikel gelegenen Balken. — Bei den höher stehenden Säugern sollen sich auch die Ammonshörner weniger weit nach vorn erstrecken.

BLUMENAU faßt das Ergebnis seiner Untersuchungen in folgende Sätze zusammen: 1) Der Balken wird nicht gleich in toto angelegt, sondern entwickelt sich nach und nach. 2) Zuerst bildet sich sein mittlerer Teil dicht vor und über dem MONROE'schen Loche und von hier schreitet seine Entwicklung nach vorn und hinten fort. 3) Der dabei stattfindenden Verwachsung geht eine Ausbildung der Balkenbündel in den neu verwachsenden Partien der medialen Hemisphärenwände voran. 4) Nachdem er entstanden ist, zeigt der Balken auf seiner Oberfläche die Fortsetzung aller der Schichten, aus welchen die medialen Hemisphärenwände der Embryonen bestehen.

Der Balken entsteht außerdem nach BLUMENAU innerhalb des oberen Randbogens, nicht zwischen oberem und unterem Randbogen (wie die ältere Ansicht ist). Oberer und unterer Randbogen sind durch eine Furche getrennt, welche unter dem hinteren Teile des oberen Randbogens deutlicher wird. Derjenige Teil des unteren Randbogens, welcher dem Gewölbekörper entspricht, ist vom oberen Randbogen, d. h. vom Balken nicht durch eine Furche getrennt.

Einige histologische Einzelheiten aus der Arbeit BLUMENAU's sollen später erwähnt werden.

Am nächsten verwandt mit meinen Untersuchungen sind diejenigen von MARCHAND. Ich will hier zuerst einen Überblick über seine Befunde geben und mich dann im Laufe meiner eigenen Beschreibung des öfteren auf ihn beziehen.

---

1) Als Randbogen bezeichnet man den von der Bogenfurche umgrenzten Teil der medialen Hemisphärenwand. Aus dem äußeren Randbogen entsteht der Gyrus dentatus und die Striae longitudinales des Balkens, aus dem inneren Fornix und Septum pellucidum.

MARCHAND äußert sich über die erste Entstehung des Corpus callosum wie folgt:

Die erste Anlage des Balkens nimmt den vordersten Teil des Randbogens unmittelbar oberhalb der verdickten vorderen Schlußplatte <sup>1)</sup> ein und kommt in der Weise zustande, daß die Verwachsung der Hemisphären durch Kommissurfasern sich an die bereits oberhalb der vorderen Kommissur bestehende Verbindung derselben anschließt. Die halbkreisförmige Begrenzung der neuen Verwachsungsstelle <sup>2)</sup> entspricht bereits frühzeitig dem Balkenknie mit dem Rostrum, während andererseits der Winkel, in welchem der Balken mit dem freien Rande des Bogens zusammentrifft, die hintere Begrenzung des Balkens bildet, also die Anlage des Splenium darstellt. Insofern stimmt MARCHAND der Ansicht v. KÖLLIKER's bei, daß in diesem Stadium bereits der ganze Balken angelegt ist. Indem nun im weiteren Verlaufe jener hintere Winkel immer weiter unterhalb der Bogenfurche nach hinten rückt, muß auch der Verwachsungsrand zwischen jenem Punkte und der vorderen Kommissur sich mehr und mehr in die Länge strecken. Beides ist untrennbar voneinander, und es ist keineswegs richtig, daß zuerst die gegenüberliegenden Randbögen miteinander verwachsen, und daß dann längs dieser Linie ein allmähliches Hindurchtreten der Balkenfasern stattfindet. Daraus ergibt sich aber weiter, daß die angebliche Durchbrechung der primären Hirnsichel durch jene Verwachsung gar nicht erforderlich ist.

Im fernerem Verlaufe der Entwicklung rückt nun das Splenium mehr nach hinten, seine Verbindung mit der Schlußplatte bleibt aber bestehen und kann als verlängerte Schlußplatte bezeichnet werden. Die Höhle des Septum pellucidum kommt nach MARCHAND wahrscheinlich durch nachträgliche Spaltbildung innerhalb der ursprünglich totalen Verwachsung an oben beschriebener Stelle zustande.

Im 5. Monate des Embryonallebens tritt eine Streckung des Balkens ein. Das Splenium tritt in Form eines abgerundeten Keiles aus der Rinne zwischen beiden Abteilungen des Randbogens hervor und geht mit seiner unteren Fläche nach vorn allmählich in den inneren Ring über. Die Striae longitudinales Lancisii sind bemerkbar. Der innere Randbogen mit seiner vorderen Fortsetzung hat bereits ganz die Bedeutung des Fornix, der äußere Randbogen bildet die Fascia dentata.

Im 6.—8. Monate sind Knie und Rostrum vollkommen entwickelt, die verlängerte Schlußplatte ist nunmehr die Bodenlamelle des Cavum septi und verschmilzt später mit dem Balken. Zwischen 7. und 8. Monat bildet das Splenium eine deutliche Anschwellung. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung kommt eine Verkleinerung des Cavum septi durch Verwachsung des Fornix mit dem gegenseitigen Gewölbe und Anlagerung der Bodenlamelle an die Unterfläche des Balkens zustande.“

---

1) Die Lamina terminalis ist, wie wir später noch sehen werden, eine Zeitlang stark verdickt.

2) Der Balkenmedianschnitt ist vorn (d. h. nasal) halbkreisförmig, dorsokaudal bildet er einen Winkel.

So weit MARCHAND über den Menschenbalken.

Über das Vorhandensein eines Balkens bei niederen Tieren sind die Meinungen noch geteilt. In neuerer Zeit hat SPITZKA bei Iguana und OSBORN bei Schildkröten ein Querbündel als Balken angesprochen, und auch EDINGER, STIEDA und BELLONCI bekennen sich zum Vorhandensein eines solchen bei niederen Wirbeltieren. MEYER hingegen weist das Vorhandensein eines Corpus callosum bei der Natter von der Hand, und aus seinen diesbezüglichen Bemerkungen geht hervor, daß er als Balken ein Kommissurfaser-system betrachtet, welches mit der Lamina terminalis nicht in Zusammenhang steht. Vielleicht dürften MARCHAND's und meine Untersuchungen über diesen Punkt auch bei niederen Tieren einiges Licht verbreiten.

### Die Balkenanlage auf Medianschnitten.

In meiner im Anatomischen Anzeiger veröffentlichten ersten Mitteilung habe ich die wesentlichen Ergebnisse der makroskopischen Untersuchung des Balkens auf Medianschnitten aufgeführt und dabei auf die große Ähnlichkeit mit MARCHAND's Befunden am Menschengehirne hingewiesen. Diese Ähnlichkeit ist <sup>1)</sup> in der ersten Zeit der Balkenanlage am größten, um bei der Weiterentwicklung immer beträchtlicher werdenden Verschiedenheiten Platz zu machen.

MARCHAND findet bei einem menschlichen Embryo vom 3. Fötalmonat in der Schlußplatte über der Ursprungshöhe des Riechlappens eine längliche, senkrecht gestellte Verdickung, welche auf dem Durchschnitte spindelförmig mit leichter S-förmiger Krümmung erscheint. Der untere Teil der nach hinten vorspringenden Konvexität wird durch die vordere Kommissur eingenommen. MARCHAND bemerkt ferner, daß HIS diese Verdickung der Schlußplatte nicht abbildet, wogegen sie von älteren Autoren ziemlich übereinstimmend beschrieben wird. Diese hielten sie teilweise mit TIEDEMANN für die Anlage des anfangs senkrecht gestellten Balkens, während andere dieser Anschauung widersprechen. MARCHAND selbst hält dafür, daß in diesem Stadium noch nichts vom Balken in der Medianfläche zu sehen sei.

Meine Befunde bei der Katze sind nun folgende: Wie Fig. 2 u. 3, Taf. II zeigt, ist auch bei diesem Tiere eine Verdickung von ähnlicher Gestalt in der Lamina terminalis vorhanden, wie beim Menschen. Ein Unterschied diesem gegenüber besteht

---

1) Wie schon vorn betont.

aber darin, daß auf Fig. 3 außer der nasalen Gehirnkommisur auch Balkenfasern zu bemerken sind, doch ist die Balkenanlage gegenüber der nasalen Kommisur anfangs im Rückstand. Beide Querfaserzüge stellen aber nur einen kleinen Teil der Medianschnittfläche durch die verdickte Lamina terminalis dar, in welcher sich anfangs bei Karminfärbung keine Sonderung in eine bestimmte Art von Gehirnmasse feststellen läßt, während sie sich später auf der Dorsalfläche des Balkens in das verdickte Kaudalende der Striae longitudinales mediales verwandelt. Im übrigen bildet sich fast die ganze Verdickung später wieder auf die gewöhnliche Dicke der Lamina terminalis zurück.

Bei Katzenembryonen von 4,0 und 4,3 cm größter Länge stellt der Balken in der Medianebene ein keilförmiges, dorsal abgerundetes, ventral scharf gekantetes Querfaserbündel in der verdickten Schlußplatte dar. Dicht neben der Medianebene verändert sich aber das Bild der Sagittalschnittfläche, indem sie hier drei Winkel erkennen läßt, von denen der ventrale der eben erwähnten scharfen Kante, der nasale dem Genu, der kaudale dem Splenium corp. callosi entspricht. Man kann also an den Seitenteilen des Balkens erkennen, welche ungefähre Form er demnächst auf der Medianschnittfläche bekommen wird. Natürlich hat dies darin seinen Grund, daß die neu hinzukommenden Faserbündel von der Seite her sich dem Balken zugesellen.

Bei einem Embryo von 5,7 cm größter Länge (den Schweiß abgerechnet!) sind die beiden Querfaserzüge nicht mehr miteinander in die verdickte Schlußplatte eingehüllt. Diese hat sich zum größten Teile zurückgebildet und füllt nur noch den ventral vom sichelförmigen Balken befindlichen Raum aus, so daß also hier die Hemisphärenwände miteinander verschmolzen sind. Doch ist diese, noch von der verdickten Schlußplatte herrührende Verbindung nicht das Septum pellucidum, denn wie wir sehen werden, tritt auch bei der Katze, wenn auch verhältnismäßig später als beim Menschen, eine Spaltenbildung ventral vom Balken ein, welche als Spatium septi pellucidi zeitlebens bestehen kann.

In der nächstfolgenden Zeit (Fig. 4, Taf. II) baucht sich das Splenium immer mehr nach hinten (kaudal) aus (Embryo von 6 cm Länge), so daß beim 8 cm langen Embryo schon deutlich die Verhältnisse des fertigen Balkens zu erkennen sind. Der ventrokaudale Balkenteil ist die „verlängerte Schlußplatte“ (MARCHAND)<sup>1)</sup>,

1) Ich möchte hier bemerken, daß der Name verlängerte Schlußplatte sich mit vollem Rechte für den ganzen Balken gebrauchen ließe.

gegenüber welcher das Splenium sehr kräftig entwickelt ist. Auch Balkenkörper und Genu sind wohlentwickelt, ein Rostrum fehlt hingegen noch, so daß die inzwischen gebildete Spalte<sup>1)</sup> des Septum pellucidum ventronasal offen ist. Erst beim Embryo von 13,5 cm (Fig. 8, Taf. II) findet der vollkommene Abschluß dieses Hohlraumes durch Anbau des Rostrum an den übrigen Balken statt, nachdem schon bei 11 cm langen Embryonen die Anfänge zur Bildung dieses letzten Balkenteiles sichtbar geworden (Fig. 5—7, Taf. II). Es ist demnach nicht vollkommen gerechtfertigt, wenn man in der ersten Balkenanlage schon alle Teile dieses Gebildes vermutet, und wir sind zu dem Schlusse genötigt, daß das Wachstum des Balkens sowohl durch Intussusception von neuen Fasern zwischen die vorhandenen, als auch durch Apposition von solchen stattfindet.

Erwähnenswert ist zum Schlusse nur noch, daß die „verlängerte Schlußplatte“ d. h. der Ventralteil des Balkens späterhin sich dichter an den Dorsalteil anlegt, so daß sich das Septum pellucidum kaudal in eine feine Spitze auszieht. Die scheinbare Verdünnung der verlängerten Schlußplatte aber ist nur auf Stehenbleiben derselben in der Weiterentwicklung gegenüber den stärker werdenden, übrigen Balkenteilen zurückzuführen.

Nachdem ich nun die Bilder der Balkenentwicklung auf Medianschnitten geschildert, will ich an die Besprechung der Querschnittserien gehen, damit wir die Beziehungen des Corpus callosum zu den umliegenden Teilen kennen lernen. Eine Vergleichung der Querschnitte mit den Abbildungen der Tafel wird dabei von Nutzen sein.

### Die Balkenanlage auf Querschnitten.

Beim Embryo von 2,4 cm Länge ist noch keine Spur der Balkenanlage vorhanden, wie auch die Commissura nasalis noch vollkommen fehlt. Hingegen findet sich eine bedeutende Verdickung der Schlußplatte, bis an deren Seite die Gewölbefasern vom Ammonshorne her vorgedrungen sind.

Auf nasal von der verdickten Schlußplatte gelegenen Querschnitten ist nasal von dem bei der Bogenfurche erwähnten Trapezfelde eine bedeutende Verstärkung der medialen Hemisphärenwand bemerkbar, welche sich hügelig gegen die Ventrikellinnenfläche

---

1) Diese Spalte ist schon beim 7,5 cm langen Embryo vorhanden.

vorwölbt. Kaudal gegen das Trapezfeld flacht sich diese Wandverdickung allmählich ab, und gleichzeitig damit wird auch der Endteil der vorderen Bogenfurche an ihrem Dorsalrande sichtbar. Wie die Plattenmodelle von 2,2 und 2,9 cm langen Embryonen ergeben, entspricht die Form dieser <sup>1)</sup> Wandverstärkung dem Verlaufe der vorderen Bogenfurche, und erklärt sich nun auch das schon oben erwähnte Verschwinden des Mittelstückes dieser Furche, d. h. es wird die Wand der Bogenfalte bei der Katze so stark, daß dadurch ein Teil der vorderen Bogenfurche ausgefüllt wird. Der **Bogenwulst** — so nenne ich die Hervorragung — ist also die verdickte Wand der Bogenfalte, und wie wir schon bei Besprechung der Bogenfurche sahen, teilt derselbe die Höhlung des Riechlappens in eine nasale und kaudale Abteilung (s. Hrs.). Die nasale Abteilung führt in den Riechkolben, die kaudale in dorsaler Richtung zum Foramen Monroi. Die horizontale winkelige Spalte, welche beide Hohlraumabteilungen miteinander bilden, ist medial begrenzt durch den Bogenwulst, lateral durch die tiefe Einbuchtung, welche sich zwischen dem nasalen und mittleren Schenkel des Corpus striatum befindet <sup>2)</sup>. Gegen den Limbus des Hemisphärenhirnes zu flacht sich der Bogenwulst allmählich ab, während er ventral, an Höhe zunehmend, bis zum Boden des Ventrikels reicht. Mit der Tiefe der Bogenfurche hängt die Höhe des Wulstes bei der Katze nicht zusammen, denn in demselben Maße, als der Wulst an der Innenfläche der medialen Hemisphärenwand sich verflacht, senkt sich das Endstück dieser Furche von außen her ein, so daß sie dort, wo innerlich die Knickung zwischen Bogenwulstende und Limbus sich befindet, am tiefsten und breitesten ist und in die Bogenmulde übergeht. (NB. Beim Embryo von 2,2 und 2,4—5 cm; früher reichte die Furche ja noch nicht so weit dorsokaudal.)

Beim Embryo von 2,7 cm größter Länge ist im Gegensatze zum vorigen schon eine deutliche Commissura nasalis vorhanden, welche durch die noch etwas stärker gewordene, verdickte Schlußplatte zieht. Von Balkenfasern ist in der Lamina terminalis noch nichts zu sehen, dagegen sind solche zweifelsohne schon in dem medialen

---

1) bogenförmigen.

2) Auch bei der Katze setzt sich das Corpus striatum aus einem nasalen, mittleren und kaudalen Schenkel zusammen, von denen die beiden letzteren bald verschmelzen. Immerhin ist ihre Trennung noch bei Embryonen von 2,9 cm bemerklich.

Teile des Fornixbündels enthalten, denn beim nächsten Embryo sieht man viele sich als deutlichen Faserzug vom Gewölbe ablösen, und wären vielleicht mit der Chromsilbermethode auch hier schon einzelne derartige Fasern nachweisbar gewesen.

Embryo von 2,9 cm Länge. Die eben erwähnten Balkenfaserbündel zweigen vom Gewölbe dort ab, wo dieses, von den Ammonshörnern herkommend, in die Columnae fornicis hinunterbiegt. Sie erreichen jedoch die verdickte Schlußplatte noch nicht, so daß die Balkenanlage noch aus den beiderseitigen getrennten Teilstücken besteht. Zugleich geht aus diesem Befunde hervor, daß die erste Balkenanlage als ein gekreuzter Teil des Fornix zu betrachten ist, zu dem sich jedoch später noch anderweitige Faserarten gesellen. Bis jetzt war es mir nicht möglich, die Ursprungsnervenzellen derselben ausfindig zu machen, auch konnte ich nicht entscheiden, ob die vom Fornix abgehenden Bündel Stammfasern oder Kollateralen oder beides sind. Es bietet sich also hier noch Gelegenheit zu weiteren Untersuchungen.

Es ist nun wichtig, zu bemerken, daß die Columnae fornicis nicht nur Fasern führen, welche aus dem Ventralblatte des Kaudalteiles der Bogenfalte, der Ammons-falte, kommen, sondern auch aus dem Nasalteile der Bogenfalte stammende, welch letzterer ja in den Bereich der vorderen Bogenfurche gehört.

Auch beim Embryo von 3,4 cm Länge kann noch nicht vom Übertritte der Balkenfaserbündel auf die andere Seite geredet werden; doch haben sie sich der Medianlinie bedeutend genähert,

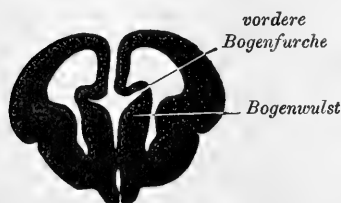


Fig. 2. Querschnitt (Dorsoventral-schnitt) durch das Gehirn eines 3,4 cm langen Katzenembryo.

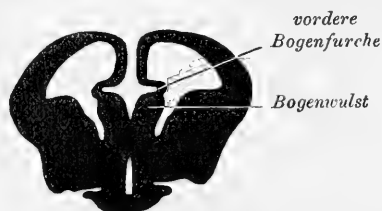


Fig. 3. Querschnitt durch dasselbe Gehirn; weiter kaudal, der Bogenwulst ist hier etwas von der Bogenfalte abgesetzt, indem nur sein Kaudalteil getroffen ist.

und mögen vereinzelte Fasern auch schon darüber hinausgedrungen sein. Erst beim Embryo von 3,6 cm Länge ist der Balken als deutliches Kommissurfaserbündel sichtbar; er bezieht nun aber auch wie das Gewölbe Fasern aus dem Nasalteile der Bogenfalte. Die Reihenfolge des Auftretens der einge-zogenen Faserzüge ist demnach so, daß zuerst die Gewölbe-

fasern aus dem Kaudalteile der Bogenfalte (Ammons-falte), hierauf aus dem Nasalteil derselben kommen, woraus sich das fächerartige Bild dieses Faserbündels auf Sagittalschnitten erklärt. Dann

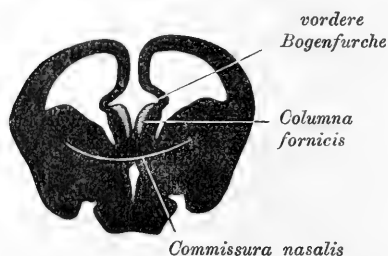


Fig. 4. Querschnitt durch dasselbe Gehirn noch mehr kaudal.

folgen zuerst die Balkenfasern aus dem Kaudalteile und zuletzt die aus dem Nasalteile der Bogenfalte. Als deutliche Bündel sind alle diese Fasersorten anfänglich nur im Ventralblatte der Bogenfalte nachweisbar.

Embryo von 3,8 cm Länge.

Die entfernteren nasalen Gewölbefasern kommen aus dem Bogenwulste und ziehen in der Nähe von dessen Dorsalrand den Gewölbesäulen zu. Sie bilden erst bei älteren Embryonen ein scharf ausgeprägtes Bündel. Zuerst dorso-kaudal ansteigend, wie der Bogenwulst selbst, senken sie sich nach-

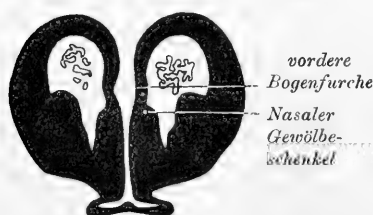


Fig. 5. Querschnitt durch das Gehirn eines 3,8 cm langen Katzenembryo.

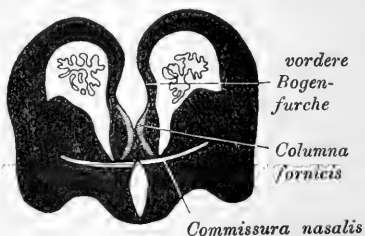


Fig. 6. Querschnitt durch dasselbe Gehirn weiter kaudal.

her kaudovertral in die Columnae fornicis hinab. Auch bei der erwachsenen Katze ist noch dicht an der Ventralfläche des Balkens ein paariges, breitgedrücktes Bündel nachzuweisen, welches nicht weit vom Genu deutlich sichtbar wird und kaudal an Stärke

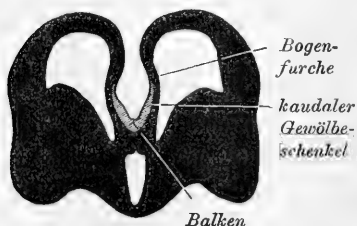


Fig. 7. Querschnitt durch dasselbe Gehirn noch mehr kaudal.

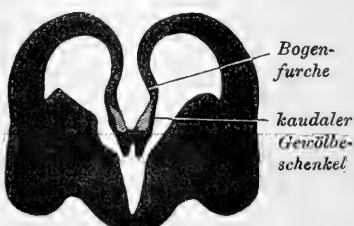


Fig. 8. Dasselbe Gehirn in der Höhe des Foramen Monroi querschnitt.



zunimmt. Die Herkunft seiner Fasern läßt sich auf Karmin-schnitten nicht nachweisen; so viel aber ist sicher, daß der Faserzug in die Gewölbesäulen einläuft, nachdem er schon vorher viele Fasern in das Septum hinabgeschickt hat. Ich nenne ihn daher den nasalen Gewölbeschenkel, in der Meinung, daß damit nur das grobanatomische Verhalten desselben bezeichnet werden soll. Der Umstand, daß viele Fasern schon verhältnismäßig weit nasal in die ventrale Richtung umbiegen, bewirkt, daß die Gewölbesäulen auf plastisch dargestellten Modellen stark seitlich zusammengedrückt und nasal in eine scharfe Kante zugespitzt erscheinen. Der mehr rundliche Teil der Columnae stammt von den kaudalen Gewölbeschenkeln (aus dem Cornu Ammonis), der nasale, zugespitzte Teil von den Nasalschenkeln des Gewölbes.

Beim Embryo von 5 cm größter Länge ist am Bogenwulst eine leichte Abflachung bemerkbar, welche beim Embryo von 7,5 cm schon solche Fortschritte gemacht hat, daß nur eine kleine Erhabenheit noch die Stelle des früheren Wulstes andeutet.

Während beim 5 cm langen Embryo fast noch alle Balkenfasern dem Ventralblatte der Bogenfalte zu entstammen scheinen, kommen beim Embryo von 7,5 cm schon massenhafte Bündel aus dem Dorsalblatte der vorderen Bogenfurche und den darüber gelegenen Wandteilen.

Die dorsal vom Balken gelegene mediale Großhirnwand läßt beim Embryo von 7,5 cm 5 deutliche Lagen erkennen, welche, von der Kammerfläche aus gerechnet, in folgender Weise sich übereinander schichten: 1) Unter dem Ependym eine dünne Lage kleiner, dicht stehender Nervenzellen<sup>1)</sup>, darauf folgt 2) eine mit

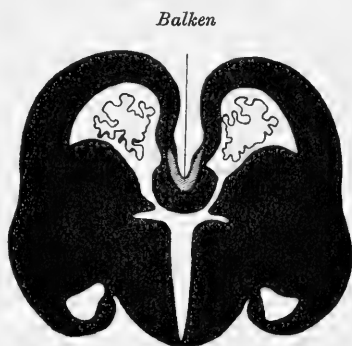


Fig. 9. Querschnitt durch das Gehirn eines 5 cm langen Katzenembryo in der Höhe des Foramen Monroi. Unter dem Balken die bei diesem Embryo noch vorhandene Verdickung der Lamina terminalis.

1) Diese bilden am ausgewachsenen Katzensgehirne noch einen Teil der Großhirndecke und entsprechen jenem Abschnitte des centralen Höhlengraus, welcher lateral um die Großhirnkammerspalte sich legend mit dem Nucleus caudatus zusammenhängt. An der Ventralfläche der medialen Balkenteile fehlt hingegen beim ausgebildeten Gehirne das centrale Höhlengrau, wenn man vom Septum pellucidum absieht.

rundlichen Zellen durchsetzte Faserlage, deren Fasern gegen den Balken hin immer dichter zusammenliegen und alle in das Corpus callosum übergehen; 3) eine Lage von weitstehenden Nervenzellen, der Lage der polymorphen Zellen entsprechend; 4) sehr dicht stehende Nervenzellen, welche als Pyramidenzellen zu deuten



Fig. 10. Querschnitt durch das Gehirn eines 7,5 cm langen Katzenembryo.

sind. 5) Ganz außen liegt endlich die wohlentwickelte Molekularschicht. — Wir gehen wohl kaum fehl, wenn wir annehmen, daß ein großer Teil der oben erwähnten Nervenzellen Fasern zum Balken liefert, indem man solche überall zwischen denselben hervorkommen bzw. sich dort verlieren sieht.

Daß sämtliche Schichten an dieser dünneren Wandabteilung weniger stark entwickelt sind, als in der übrigen Mantelmasse, versteht sich wohl von selbst. Später nehmen die Schichten 2, 3, 4 und 5 bedeutend an Masse zu und zwar genau vom Dorsalrande der Bogenfurche (bzw. der Fiss. supracallosalis) ab, und das ist die Ursache von deren nochmaliger Vertiefung.

Beim 12 cm langen Embryo bemerkt man schon deutlich den Übergang im Verhalten der medialen und dorsalen Großhirnwand zum endgiltigen Zustande. 1) Die unter dem Ependym gelegene Schicht von centralem Höhlengrau bietet ein dem späteren ähnliches Querschnittsbild<sup>1)</sup>. Außerordentlich dünn am Balken beginnend, wird sie dorsal immer stärker, biegt sich dann lateral um die Großhirnkammer herum, reicht bis zum Nucleus caudatus, ohne mit diesem eins zu werden, und geht in jene dichte Nervenzellenmasse über, welche, ziemlich scharf gegen den Nucleus caudatus sich abgrenzend, diesen letzteren überzieht. 2) Die Fasermasse des Balkens ist nun schon im ganzen Großhirndache nach-

1) Meine diese Schichten betreffenden Befunde weichen in manchem von denen BLUMENAU's ab; da ich mir jedoch nur die Morphologie der Balkenentwicklung zum Ziele gesetzt habe, gehe ich nicht weiter auf histologische Details ein.

weisbar; je weiter von der Medianebene entfernt, um so mehr ist sie von dazwischen liegenden Zellen auseinandergedrängt. 3) Die Schicht der polymorphen Zellen hat bedeutend an Dicke zugenommen, ebenso 4) die der Pyramidenzellen, in welcher schon die Sonderung in große und kleine Pyramidenzellen bemerkbar wird. Sie und die Molekularschicht sind durch die eben sich anlegende Fissura splenialis leicht eingefurcht. Im Gegensatz zu den anderen hat die letztgenannte Schicht verhältnismäßig nur wenig an Stärke zugenommen.

Wie der Balkenkörper, so entwickelt sich auch das Rostrum; es entsteht aus Fasern, welche aus den ventral von ihm gelegenen Teilen der medialen Hemisphärenwand heraufkommen, und diese zeigt wieder jene 5 Schichten, die wir schon oben kennen gelernt haben. Ein vollkommen entwickeltes Rostrum findet sich erst beim Embryo von 13,5 cm (Fig. 8, Taf. II), während es bei Embryonen von 10 und 12 cm die Lamina terminalis noch nicht erreicht.

In einem Punkte unterscheidet sich das Rostrum wesentlich vom Balkenkörper: es wird nicht mehr von der Bogenfurche begleitet, indem diese schon am Genu ausläuft und die Striae longitudinales, sich ausbreitend, in die mediale Hemisphärenwand übergehen. Es muß also der zwischen Rostrum und der Bogenfurche gelegene Teil der medialen Hemisphärenwand den Striae longitudinales homolog sein.

Und nun noch das Septum pellucidum!

### Das Septum auf Medianschnitten.

Daß jene Verdickung der Lamina terminalis, von welcher wir bei ganz jungen Embryonen berichteten, nichts mit dem Septum zu thun habe, sondern eine vergängliche Bildung sei, hat schon MARCHAND betont, und meine Untersuchungen an der Katze haben MARCHAND's Befunde beim Menschen bestätigt. Wie wir schon vorn gesehen, besteht bei der Katze ventral vom Balken noch ziemlich lange (Embryo von 5 cm Länge) die Verdickung der Schlußplatte. Beim 7,5 cm langen Embryo ist dieselbe jedoch im ganzen Bereiche des Septum verschwunden und hat einer Spalte, dem Cavum septi, Platz gemacht, welche kaudal und dorsal, teilweise auch noch nasal vom Balken bedeckt, seitlich von den Hemisphärenwänden eingeschlossen ist. Eine ziemlich weite ventro-nasal gelegene Öffnung führt aus diesem Cavum septi in die Längsspalte des Großhirnes, und erst beim Embryo von 13,5 cm wird

dieses Loch durch das weiter gegen die Lamina terminalis vorrückende Rostrum abgeschlossen.

Der Umriß des Cavum septi auf Medianschnitten ändert sich mit der Form des Balkens (Fig. 5, Taf. II); beim 7 und 10 cm langen Embryo noch oval, wird er beim 11 cm langen Fötus (Fig. 6 und 7, Taf. II) langgezogen, so daß das kaudale Ende in eine lange, scharfe Spitze sich verjüngt (Fig. 8, Taf. II).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Balkenform die Ausdehnung des Septum mehr beeinflußt, als umgekehrt. Die Gestalt des Balkens auf Medianschnitten hängt aber ab von der Längenausdehnung des Großhirnes. Mit der Massenzunahme des Occipital- und Nasalteiles der Hemisphären streckt sich der Balken, indem zugleich Splenium und Genu an Fasermasse bedeutend zunehmen.

### Das Septum auf Querschnitten

giebt uns Aufschluß über die Bildung und Umformung seiner Höhlung. Wie auch die Plattenmodelle ergaben, ist beim Embryo von 5 cm die Lamina terminalis ventral vom Balken noch verdickt (Fig. 9). Beim 7,5 cm langen Embryo ist der Balken ganz frei geworden, und beim Embryo von 10 cm Länge dringt durch die nasoventrale Öffnung lockeres Mesenchym in das Cavum septi ein, welches mit der Hirnsichel zusammenhängt. Die Ver-

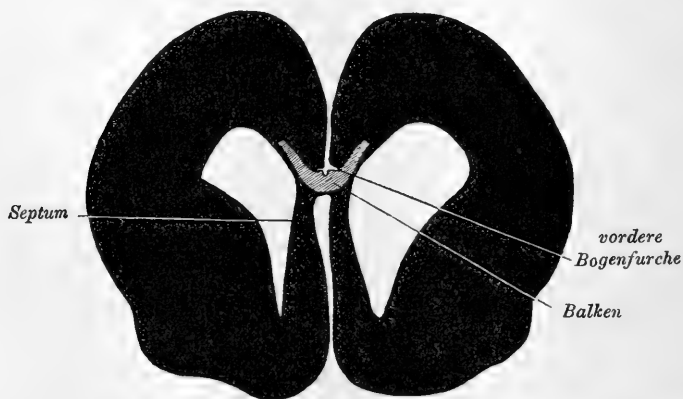


Fig. 11. Querschnitt durch das Gehirn eines 10 cm langen Katzenembryo. Über dem Balken die seitliche Balkenfurche und dorsal von dieser die vordere Bogenfurche, welche sich nun wieder zu vertiefen beginnt. Im Septum pellucidum das Cavum septi, welches sich hier gegen die Längsspalte der Großhirnhemisphären öffnet.

dicklung der Lamina terminalis ist bis auf einen kleinen Vorsprung verschwunden, welcher auch beim Embryo von 12 cm noch vorhanden ist und mit dem Rostrum den Abschluß des Cavum septi herbeiführt. Nur noch eine winzige Öffnung stellt die Verbindung des letzteren mit der

Längsspalte des Großhirnes her, und auch diese verschließt sich später. Beim Embryo von 12 cm ist die Höhlung noch mit Bindegewebe ausgefüllt, welches nach Abschluß des Cavum septi wieder verschwindet, indem sich zu gleicher Zeit die Spalte mehr und mehr verengert. Am ausgebildeten Katzensgehirne ist in der Regel

jede Spur eines Cavum septi durch die Verlötung der Hemisphärenwände verdrängt worden, welche letztere sich auch auf eine ansehnliche Strecke der ventral vom Septum und Rostrum gelegenen Gehirnoberfläche erstreckt. So

finde ich an einem, mit Karmin gefärbten Katzengehirne nasal von der Lamina terminalis eine, bis nahe an den Ventralrand des Großhirnes reichende Ver-

schmeltzung,

welche nasal an Breite abnimmt, aber immerhin am Genu corp. callosi noch ungefähr  $\frac{1}{4}$  der Strecke vom Balken bis zum Ven-

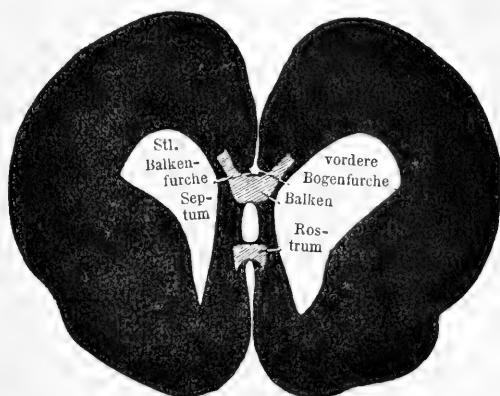
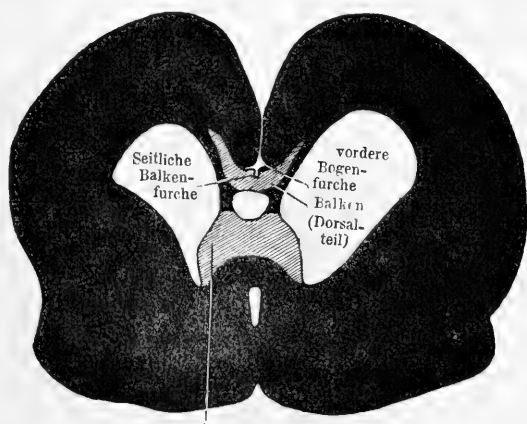


Fig. 12. Dasselbe weiter nasal. Das Cavum septi ist hier ventral vom Rostrum begrenzt.



Ventralteil des Balkens (Schiefsschnitt).

Fig. 13. Dasselbe weiter kaudal als die Öffnung des Cavum septi.

tralrande der Hemisphäre beträgt. Individuelle Abweichungen mögen hier nicht selten vorkommen, und möchte ich daher das über diese Verlötung Gesagte nicht für alle Fälle geltend hingestellt wissen.

### Resumé.

Die wesentlichsten Befunde vorliegender Arbeit sind folgende:

1) Bei der Katze treten wie beim Menschen vordere und hintere Bogenfurche getrennt auf.

2) Die vordere Bogenfurche wird in einen Nasal- und Kaudalteil getrennt, indem sich in ihrem mittleren Teile die Wand der Bogenfalte zum Bogenwulst verdickt.

3) Das Nasalende der Furche verschwindet fast ganz, ebenso das Mittelstück, das Kaudalende ist eine Zeit lang stark abgeflacht.

4) Das Kaudalende der vorderen Bogenfurche vereinigt sich mit der hinteren Bogenfurche und bildet später mit der parallel laufenden seitlichen Balkenfurche die tiefe Fissura supracallosalis.

5) Das Verbindungsstück zwischen vorderer und hinterer Bogenfurche wird durch das Splenium weit nach hinten (kaudal) ausgebaucht und verschwindet oft ganz.

6) Die hintere Bogenfurche entwickelt sich als sekundäre Vertiefung der Bogenmulde und hört am ausgebildeten Katzensgehirne ventral vom Splenium auf.

7) Zwischen Gyrus dentatus und Fornix verläuft die Fissura gyri dentati, welche am Balken in die seitliche Balkenfurche übergeht.

8) Die seitliche Balkenfurche liegt zwischen den Striae longitudinales mediales und laterales.

9) Bei der Katze besteht wie beim Menschen eine starke Verdickung der Lamina terminalis, welche später wieder verschwindet. In ihrem Dorsalende tritt der Balken zuerst auf.

10) Die ersten Balkenfasern stammen von den Kaudalschenkeln des Gewölbes.

11) Das Gewölbe hat bei der Katze auch Nasalschenkel.

12) Der Ventralteil des Balkens entsteht aus Fasern, welche im inneren Randbogen verlaufen; das Splenium entwickelt sich aus Fasern, welche zwischen innerem und äußerem Randbogen auf die andere Seite treten. Der Balkenkörper und das

Balkenknie bestehen aus Fasern, welche den äußeren Randbogen durchsetzen. Das Rostrum entwickelt sich längs des Arcus rostralis. Die Balkenfasern kommen dabei vielfach aus weiter Entfernung. Corpus, Genu und Rostrum bilden den Dorsalteil des Balkens.

13) Ventral vom Balken entsteht an Stelle des Cavum septi nach und nach eine Verlötung der Hemisphärenwände.

14) Das Cavum septi selber bildet sich während des Verschwindens der verdickten Lamina terminalis, teils an Stelle der verschwindenden Verdickung, zum großen Teile jedoch infolge Umschließung eines Abschnittes der Längsspalte des Großhirnes durch den Balken. Es hat lange Zeit eine ventronasale Öffnung.

15) Die Form des Balkens richtet sich im wesentlichen nach dem Wachstum der Hemisphären; Splenium und Genu entstehen mit der stärkeren Ausbildung des Occipital- und Frontal-(Nasal-)Teiles der Hemisphären. Ventralteil und Rostrum bleiben schwach, wegen der geringeren Entwicklung ihrer Faserursprungsgebiete.

16) Die Form des Septum richtet sich nach der des Balkens.

17) Meine Stellungnahme zu den Arbeiten der anderen Forscher ist, kurz zusammengefaßt, folgende:

a) Der Teil der Bogenfurche, welcher bei der Katze den Balken dorsal begleitet, gehört noch zur vorderen und nicht zur hinteren Bogenfurche.

b) Bei der Katze treten die ersten Balkenfasern durch die verdickte Schlußplatte, während beim Menschen nach MARCHAND die erste Balkenanlage unmittelbar oberhalb derselben zu sehen ist.

c) Das Wachstum des Balkens findet sowohl durch Intussusception, als auch durch Apposition von Fasern statt. Letzteres namentlich am Rostrum. Frühere Forscher stellten sich z. T. einseitig auf einen der beiden Standpunkte.

d) Zu allererst ist nur der Ventralteil angelegt, sehr bald jedoch folgt der Dorsalteil nach und zwar, wie es scheint, gleich vom Splenium bis zum Genu. Sollte BLUMENAU glauben, daß der Balkenkörper zuerst entstehe und daran sich erst Genu und Splenium anbauen, so müßte ich ihm widersprechen, denn maßgebend für die Beurteilung, welchen Balkenteil man vor sich hat, ist nicht seine Form, sondern die Herkunft seiner Fasern, und diese bezieht er zuerst von dem kaudalen, kurze Zeit später aber auch vom mittleren und nasalen Teile der Hemisphären. Durch

die Intussusception von Fasern rücken die einzelnen Balkenabschnitte allmählich weiter auseinander.

e) Der Balken entwickelt sich nicht allein innerhalb des oberen Randbogens, er bezieht vielmehr seine allerersten Fasern aus dem unteren Randbogen. Während BLUMENAU sagt, der Balken entstehe nicht zwischen oberem und unterem Randbogen, muß ich bei der Katze daran festhalten, daß das Splenium zwischen beiden Randbögen liegt. Die Beteiligung des unteren Randbogens scheint BLUMENAU ganz entgangen zu sein.

f) Die Balkenfasern treten nicht ganz dicht am Rande der Bogenfurche auf die andere Seite. Aus dem daher übrig bleibenden Teile des oberen Randbogens entwickeln sich die Striae longitudinales. An der Bildung des Kaudalteiles der Striae mediales hilft auch der dorsal vom Balken liegen gebliebene Teil der verdickten Schlußplatte mit. BLUMENAU scheint anzunehmen, daß die Rindenschichten erst nachträglich den übertretenden Balkenfaserbündeln sich auflagern, während ihre Anlage doch schon früher als diese Fasern vorhanden ist.

g) Die Ammonshörner bilden sich durch Einfaltung der ursprünglich vorhandenen Hemisphärenwand, und lagert sich ihr Dorsalteil infolge des Kaudalwärtsrückens des Spleniums an die Ventralfläche des Balkens an, dabei wird das Balkenende des Gyrus dentatus in eine Spitze kaudal ausgezogen, welche bis zum Splenium reicht. Man hat es also hier mit einer kaudalen Umknickung der schon gebildeten Ammonshornfalte zu thun.

BLUMENAU sagt hingegen: Aus den Rindenschichten, welche auf die durch das Auseinanderweichen der hinteren Gewölbeschenkel freibleibende Oberfläche des Balkens übergehen, entstehen bei Tieren die oberen Teile der Ammonshörner.

h) Eine Verwachsung der Hemisphären geht nur in Form der verdickten Schlußplatte dem Übertritte der Balkenfasern vorher. Vom 5 cm langen Embryo ab verschwindet die verdickte Schlußplatte.

i) Mit der Hirnsichel haben die Balkenfasern nichts zu thun.

k) Das Cavum septi pellucidi entsteht nicht nur an Stelle der sich zurückbildenden verdickten Schlußplatte, sondern auch noch aus jenem Teile der Längsspalte des Großhirnes, welcher (vom 6 cm langen Embryo ab) durch den weiter sich ausdehnenden Balken umschlossen wird. Das Cavum septi ist ein Subduralraum.

Zürich, 12. Juni 1894.



## Litteratur.

Die ältere Litteratur s. bei MARCHAND und MIHALKOWICS.

---

### Neuere Litteratur.

- 1) MIHALKOWICS, Entwicklungsgeschichte des Gehirnes. Leipzig 1877.
  - 2) MARCHAND, Über die Entwicklung des menschlichen Balkens. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 37, 1891.
  - 3) BLUMENAU, Zur Entwicklungsgeschichte und feineren Anatomie des Hirnbalkens. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 37.
  - 4) v. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1879.
  - 5) HIS, Die Formentwicklung des menschlichen Vorderhirnes. Abhandlungen der mathematisch-physikalischen Klasse der Kg. sächs. Akademie der Wissenschaften, Leipzig 1890.
  - 6) MARTIN, Zur Entwicklung des Großhirnbalkens bei der Katze. Anatomischer Anzeiger, Bd. 9, Nr. 5 u. 6, sowie Bd. 9, Nr. 15. FRANCK-MARTIN, Anatomie der Haustiere, Stuttgart 1891/3.
- 

## Figuren-Erklärung

zu Taf. II.

---

Fig. 1. Medianschnitt durch das Gehirn eines 1,6 cm langen Katzenembryo.

Fig. 2. Medianschnitt durch das Gehirn eines 3,4 cm langen Katzenembryo.

Fig. 3. Medianschnitt durch das Großhirn vom 4 cm langen Katzenfötus.

Fig. 4. Medianschnitt durch das Großhirn vom 6 cm langen Katzenfötus.

Fig. 5. Medianschnitt durch das Großhirn vom 10 cm langen Katzenfötus.

Fig. 6. Medianschnitt durch das Großhirn vom 11 cm langen Katzenfötus.

Fig. 7. Medianschnitt durch das Großhirn vom 12 cm langen Katzenfötus (etwas von unten und hinten gesehen, daher verkürzt).

Fig. 8. Medianschnitt durch das Großhirn vom 13,5 cm langen Katzenfötus.

Fig. 9. Großhirnkammer vom 2,2 cm langen Katzenembryo. Decke entfernt, rechter Ventrikel.

Fig. 10. Schematische Darstellung des nasalen und kaudalen Gewölbeschenkels.

---

# Anatomie und Mechanismus der Zunge der Vermilinguier.

Von

Dr. phil. et med. **Ludwig Kathariner,**

Assistent am Zoologischen Institut der Universität Würzburg.

Hierzu Tafel III und 1 Figur im Text.

---

Die Chamäleonten oder Vermilinguier bilden eine scharf begrenzte Gruppe der Saurier. Unter den mannigfachen Eigentümlichkeiten ihres anatomischen Baues nimmt die Zunge eine hervorragende Stelle ein. Gleich einem Pfeil wird sie nach den in Insekten bestehenden Beuteobjekten auf eine mitunter die Körperlänge des ganzen Chamäleons übertreffende Entfernung geschleudert und dann ebenso schnell mit dem an der klebrigen Zungenspitze haftenden Insekt in das Maul zurückgezogen. Die Zunge bildet somit das eigentliche Organ zur Herbeischaffung der Nahrung, während der übrige Körper der überaus trägen Tiere in Ruhe bleibt. Geleitet wird sie dabei durch die Augen, welche, gleichfalls überaus beweglich, daserspähnen der Beute ohne gleichzeitige Drehung des Kopfes ermöglichen.

Es ist nicht zu verwundern, wenn schon früh aufmerksame Beobachter der Natur bestrebt waren, den Mechanismus zu entdecken, der die Zunge zu einer in ihrer Ausgiebigkeit einzig dastehenden derartigen Bewegung befähigte.

Die erste Notiz hierüber finden wir in der von PETER GASENDUS verfaßten Biographie des NICOL. CLAUD. FABRIC. VON PEIRESE (1).

In den unter PERRAULT's Redaktion veröffentlichten Sitzungsberichten der Académie royale des sciences vom Jahre 1676 (2) wird von der Zunge des Chamäleons gesagt, daß sie durch einen außen von Haut umkleideten Schlauch, der im Innern eine „substance nerveuse“ enthalte, an das Zungenbein angeheftet sei; durch Streckung resp. Verkürzung des Schlauches werde die Zungenbewegung bewirkt. Die dazu nötige Kraft werde scheinbar durch einen Luftstoß aus den Lungen hervorgebracht, die Zunge also gewissermaßen ausgespuckt (crachée); da aber beim Schleuderakte kein Geräusch hörbar sei, wie es doch unter dieser Voraussetzung der Fall sein müßte, könne diese Erklärung nicht zutreffend sein. Auch mit dem Ausstülpn der Fühlhörner der Schnecken wird die Bewegung der Zunge verglichen. Eine andere, ebendasselbst niedergelegte Auslegung fußt darauf, daß die Verlängerung durch eine Verdünnung eines im Zungenschlauche enthaltenen Nerves, die Verkürzung dagegen durch eine Verdünnung (raréfaction) des in der Zunge ungleichmäßig verteilten schwärzlichen Blutes (darunter sind jedenfalls die zahlreichen Pigmentanhäufungen in der Zungenschleimhaut gemeint) hervorgerufen werde, indem letzteres dabei die Wände des Schlauches erweitere.

VALLISNERI (3), welcher ein dem Chamäleon eigentümliches bläschenförmiges Anhangsgebilde der Trachea entdeckte, glaubte dieses als Mittel zur Krafterzeugung für die energische Schleuderbewegung der Zunge in Anspruch nehmen zu dürfen; eine Ansicht, die später von DUMERIL (8) wieder aufgegriffen wurde; dieser meinte, daß von diesem Bläschen und von den Lungen aus die im Innern hohle Zunge mit Luft gefüllt und so hervorgestülpt werde, während sie durch die darauf folgende, vom Tiere willkürlich hergestellte relative Luftleere dieser Organe wieder in den Mund zurückgebracht würde.

Erst CUVIER (4) zog die direkte Einwirkung der am Zungenbein und seinen Hörnern inserierenden Muskeln zur Erklärung heran und verglich den Mechanismus der Zunge des Chamäleons mit dem der Spechtzunge, ohne sich indes auf Einzelheiten einzulassen.

Eine ganz eigenartige Anschauung vertritt wiederum HOUSTON (5), der durch einen plötzlichen Blutzufluß die Verlängerung der Zunge zustande kommen läßt, eine Erscheinung, analog der an erektilen Geweben zu beobachtenden.

Dieser Erklärung tritt MAYER (6) <sup>1)</sup> entgegen und setzt an ihre Stelle als der erste eine auf guter anatomischer Basis beruhende ausführliche Darstellung. Er wendet mit Recht gegen HOUSTON ein, daß das Herausschießen der Zunge viel zu rasch geschehe, als daß es sich durch einen vermehrten Blutzufuß in ihre Gewebe begründen lasse; außerdem aber würde ein solcher zwar eine Verdickung, nicht aber eine Verdünnung und Verlängerung der Zunge zur Folge haben.

Seine Auffassung geht vielmehr dahin, daß durch die Kontraktion der Mm. genio-hyoideus und mylohyoideus die Zunge nebst dem in ihr enthaltenen „knorpeligen Kolben“ (eine stabförmige Verlängerung des Zungenbeinkörpers) über den Kiefferrand heraustrete. Alsdann kontrahierten sich die „Cirkelfasern der Scheidenröhre nach rückwärts, an der Spitze des knorpeligen Kolbens des Zungenbeines sich anstemmend, von hinten nach vorwärts und schieben die vordere Zungenklappe nach vorwärts, während die Röhre sich verdünnt, verlängert und ihre Steifigkeit durch die innere elastische Haut behält. Auch diese Kontraktionen erfolgen schnell und gleichzeitig mit den Kontraktionen der genannten Herausstrecker des Zungenbeines“. Das Zurückziehen geschieht dann so, daß die Scheidenröhre sich vermöge der Elasticität der inneren Haut von selbst erweitert, verkürzt und dann die Mm. sternohyoideus und omohyoideus das Zungenbein zurückziehen, worauf der in der Ruhe gefaltete, durch das Herausschnellen ausgedehnte M. ceratohyoideus die Zunge in ihre definitive Ruhelage in der Mundhöhle zurückführt.

Wiederum eine andere Deutung des fraglichen Vorganges sucht DUVERNOY (7a) zu geben. Er vergleicht den muskulösen, dicken, vorderen Teil der Zunge, welcher auf der stabförmigen Verlängerung des Zungenbeins aufsitzt und durch einen in der Ruhe vielfach quergefalteten, das Os entoglossum gleichfalls umkleidenden Schlauch mit dem centralen Ende des Zungenbeins und der Schleimhaut des Mundbodens verbunden wird, mit einer auf einem Stäbchen aufgesteckten Kugel, die durch heftiges Vorstoßen des Stäbchens und dann folgendes plötzliches Anhalten desselben von diesem vermöge der Trägheit heruntergeschleudert wird. So,

---

1) Diese Litteraturangabe, welche ich in allen anderen Arbeiten über das in Frage stehende Thema vermisste, verdanke ich einer gütigen Mitteilung des Herrn Geheimrates Prof. Dr. LEXDIG, der jederzeit meiner Arbeit das regste Interesse entgegenbrachte, wofür ich ihm zu innigem Danke verbunden bin.

meint DUVERNOY, wird der dicke vordere Abschnitt der Zunge vermöge seiner Trägheit von dem Zungenbein herunterfliegen, wenn dieses mit Kraft von den Mm. genio-hyoidei, genio-ceratoidei und cerato-maxillares nach vorn gerissen und dann durch die Mm. sterno-hyoidei und sterno-ceratoidei plötzlich angehalten wird. Die letzteren beiden Muskeln bringen das Zungenbein auf den Boden der Mundhöhle zurück, während die Mm. hyoglossi, welche durch den Schlauch nach der Zunge verlaufen, diese wieder auf das Os entoglossum aufziehen. Von einer Beteiligung der die Zunge selbst zum großen Teil bildenden Muskelfasern an der Vorwärtsbewegung erwähnt DUVERNOY nichts.

DUMÉRIL (8) hält zwar mit Recht die eben gegebene Erklärung nicht für völlig ausreichend, macht jedoch darin einen großen Fehler, daß er, wie vorher schon erwähnt wurde, die Kraft der Lungen mit heranzieht, die durch einen Luftstoß wirken sollen, eine Annahme, die, wie ihm DUVERNOY erwidert, mit den anatomischen Thatsachen in Widerspruch steht, da eine Verbindung der Luftwege mit dem Innern der Zunge nicht vorhanden ist. Zugleich weist DUVERNOY auch die Möglichkeit einer érection sanguine und einer érection nerveuse zurück, welche letztere den Zufluß eines unwägbaren Fluidums voraussetze.

RUSCONI (9) bringt eine detaillierte Beschreibung der einzelnen Phasen des Schleuderaktes, so wie sie sich äußerlich am lebenden Tiere darstellen; bezüglich der mechanischen Erklärung stimmt er DUVERNOY bei; er bemerkte, daß das Chamäleon, bevor es seine Zunge schleudert, den „Hals“ zusammenzieht, wodurch die „Art von Kropf“ allmählich verschwindet, und glaubt schon deshalb die Mitwirkung der an der Zungenbasis gelegenen Luftblase, wie sie von VALLISNERI (3) behauptet worden war, ausschließen zu müssen; er irrt jedoch, wenn er meint, darüber sei noch von niemand etwas mitgeteilt worden. Denn DUVERNOY (7a) bemerkt ausdrücklich, daß der M. mylohyoideus den Mundboden emporhebe. Gegen die Theorie HOUSTON's von einem Strecken der Zunge durch plötzlichen Blutzufuß macht RUSCONI geltend, daß die Arteria lingualis viel zu schwach sei, um plötzlich eine so große Blutmenge, wie dazu nötig wäre, zuführen zu können.

Die letzte und gleichzeitig ausführlichste Beschreibung der Chamäleonzunge und ihrer Funktion gab BRÜCKE (10), während in dem umfangreichen Werke „Zur Anatomie der Zunge“ von Prinz LUDWIG FERDINAND (12) nichts wesentlich Neues über unseren Gegenstand enthalten ist.

BRÜCKE wandte seine Aufmerksamkeit namentlich dem vorderen, verdickten und muskulösen Teil, der eigentlichen Zunge in vergleichend-anatomischem Sinne, zu und glaubte aus ihrer eigentümlich angeordneten Muskulatur auf eine hervorragende Beteiligung derselben beim Schleuderakte schließen zu müssen, zumal nach dieser Richtung hin angestellte elektrische Reizversuche ein positives Resultat ergaben.

Beim Studium der BRÜCKE'schen Arbeit und gleichzeitigem Betrachten der von ihm und Prinz LUDWIG FERDINAND (12) gegebenen Abbildungen von Querschnitten glaubte ich jedoch Widersprüche zwischen der Anordnung der Muskelfasern und der ihnen zugeschriebenen Funktion zu finden. Eine darauf angestellte eigene Untersuchung ergab nicht nur einige neue, zum Teil nicht unwesentliche anatomische Einzelheiten, sondern belehrte mich auch darüber, daß der Wurf der Zunge nicht in der von BRÜCKE angegebenen und seitdem als richtig angenommenen Weise zustande kommen kann.

Bei dem Interesse, welches die eigentümliche Zunge der Chamäleonten von jeher erweckt hat, glaube ich eine abgeschlossene Darstellung ihres Baues und Mechanismus geben zu dürfen.

Zu meinen Untersuchungen dienten mir außer konservierten Exemplaren von *Chamaeleo vulgaris*, *planiceps* und *pumilus* eine Anzahl kräftiger, längere Zeit im hiesigen Zoologischen Institut lebend gehaltener Tiere; die Beobachtung gerade der lebenden Tiere bei dem uns interessierenden Akte halte ich für nicht unwesentlich, da sie einerseits vor mancherlei Irrtümern schützt, zu denen die Untersuchung von nur totem Material leicht führen kann, andererseits Licht auf manche Punkte wirft, welche sonst wenig oder gar nicht verständlich wären <sup>1)</sup>.

Es dürfte sich empfehlen, zunächst an der Hand von nach Gefrierschnitten angefertigten Übersichtsbildern (Fig. 1 u. 2) das Verhalten der Zunge und ihre Lage im ruhenden sowie im ausgestreckten Zustand zu erläutern.

Das Zungenbein besitzt jederseits ein größeres hinteres sowie

---

1) Nicht minder wichtig ist die Zergliederung frisch getöteter Tiere. Außerdem wurden zahlreiche, nach verschiedenen Richtungen hin modifizierte elektrische Reizversuche angestellt, welche die auf diese Weise, sowie aus der Betrachtung von Quer- und Längsschnittserien gewonnenen rein theoretischen Resultate experimentell bestätigten.

ein kleineres vorderes Horn und läuft nach vorn in einen geraden, etwa 3 cm langen, knorpeligen Stift aus (Fig. 1, 2 *h*). Auf diesem ist die Zunge in Form eines Schlauches aufgesteckt, an dem man einen vorderen, vorn geschlossenen, dicken, muskulösen und einen hinteren, dünnwandigen, in viele Falten gelegten Teil unterscheiden kann, welch letzterer in die Auskleidung der Mundhöhle sich fortsetzt (Fig. 1 *ma* u. *hg*). Ersterer sei der Kürze halber Zungenkeule, letzterer Zungenschlauch genannt. Die Zungenkeule trägt vorn einen dorsalen Wulst (*p*), von früheren Autoren „Pulvinar“ genannt, und an ihrer Spitze eine dicke, mit zahlreichen, ein klebriges Sekret absondernden Drüsen durchsetzte Schleimhaut, von RUSCONI (9) „Leimmembran“ genannt. Eine tiefe Nische derselben, durch eine Einstülpung hervorgerufen, wird als „Schleimhautnische“ bezeichnet.

Bei der Ruhelage der Zunge sieht man nach Öffnung des Mauls von ihr nur das Pulvinar sowie die Leimmembran (Fig. 3). Die ganze übrige Zunge liegt in einer vom Kinnwinkel nach hinten und unten gehenden Einstülpung des Mundhöhlenbodens, der „Zungentasche“ (Fig. 1 u. 2). Die sie auskleidende Schleimhaut setzt sich kontinuierlich auf die Zunge fort.

An der ausgeschleuderten Zunge bemerkt man, daß das Zungenbein weit nach vorn gezogen ist, so daß die Spitze des Stiftes zum geöffneten Maul über den Kiefferrand heraussteht (Fig. 2). Der Zungenschlauch ist durch die Ausgleichung seiner Falten gestreckt und dadurch hauptsächlich die Verlängerung der Zunge erreicht, welche das Fünffache ihrer Länge in der Ruhelage betragen kann. Der innere Hohlraum wird von einem bindegewebigen Strang (*li*) durchzogen, welcher sich von der Spitze des Zungenbeinstiftes bis in das vordere Ende der Zungenkeule erstreckt. Die Schleimhautnische ist ausgeglichen, indem die Leimmembran über die Spitze der Zungenkeule nach unten gezogen ist, wodurch deren vorderes Ende mehr abgerundet erscheint.

Im Anschluß hieran soll nun geschildert werden, was sich betreffs des Schleuderaktes der Zunge am lebenden Tiere beobachten läßt.

Hat das Chamäleon irgend ein ihm schußgerecht sitzendes Insekt erspäht, öffnet es zunächst langsam die Kiefer und schiebt die Zungenspitze über den Rand des Unterkiefers hervor; unter Zusammenziehung des Kropfes wird gleichzeitig die vorher schräg von vorn oben nach hinten unten gelagerte Zunge in eine mehr horizontale Lage gebracht. Die mit Querfalten versehene, nischen-



förmig eingestülpte Leimmembran wird während des Herausschiebens teilweise über die vordere Spitze der Zunge nach unten gezogen; dabei gleichen sich ihre Querfalten und die nischenförmige Einstülpung aus, und das vordere, vorher mehr spitze Ende der Zunge wird rundlich, wie dies schon RUSCONI (9) beobachtet und gut abgebildet hat. Nun fährt plötzlich mit großer Geschwindigkeit die Zungenkeule in gerader Linie auf ihr Ziel los, den vorher gefalteten Zungenschlauch, welcher sie mit dem Mundboden verbindet, nach sich ziehend und entfaltend. Bei einem der von mir gepflegten Chamäleons, das von der Schnauzen- bis zur Schwanzspitze 23,5 cm maß, erreichte dabei die gesamte Zunge eine Länge bis zu 20 cm, während sie in Ruhelage nur eine Ausdehnung von 4 cm hatte. Beim Hervorschießen der Zunge beobachtet man gleichzeitig durch die Haut des Halses hindurch, daß der ganze Zungenbeinapparat dabei energisch mit nach vorn gerissen wird, so daß der lange Zungenbeinstiel weit aus dem Maul herausragt; sein vorderes Ende erkennt man leicht an der Abknickung, welche der ihn umhüllende Schlauch im Momente des Zurückziehens erfährt. Letzteres geschieht ebenfalls mit großer Schnelligkeit, und wird dabei die an der Leimmembran klebende Beute mit in das Maul aufgenommen.

Im Nachfolgenden mögen nun diese einzelnen Bewegungen auf ihre anatomische Grundlage zurückgeführt werden.

Die Bewegung der Zunge wird, wie geschildert, dadurch eingeleitet, daß sie zunächst durch Heben ihres Hinterendes in eine mehr horizontale Lage gebracht wird, wobei die kropffartige Vorwölbung am Halse verschwindet; untersucht man auf die hierbei wirksamen Elemente, so findet man einen ziemlich komplizierten Muskelapparat vor.

Nach vorsichtigem Abpräparieren der äußeren Haut von der Halsgegend bis zum Kinnwinkel stößt man zuerst auf eine dünne, aber feste Fascie, welche eine Muskellage, den *M. mylohyoideus anterior*, deckt. Dieser (Fig. 5 *mh. a*) entspringt jederseits in der Mitte des Unterkieferastes auf dessen Innenseite und strahlt in zahlreichen Bündeln nach der Mittellinie aus, wo beide Portionen ineinander übergehen. Durchtrennt man ihn daselbst durch einen sagittalen Schnitt und klappt eine Hälfte nach außen, so stößt man auf zahlreiche, in sehr regelmäßigen Abständen untereinander verlaufende, von hinten kommende dünne Muskelbündel; dieselben stellen die Ausbreitung der beiden *Mm. mylohyoidei posteriores* dar (Fig. 5, 6 *mh. p*), welche, an den aufsteigenden Kieferästen

entspringend, schräg nach vorn ziehen und mit der Innenfläche des *M. mylohyoideus* ant. hinten fest verwachsen sind, vorn jedoch sich leicht davon abpräparieren lassen.

Die *Mm. mylohyoid.* ant. und post. umgreifen in bogenförmigem Verlauf die Zungentasche und heben bei ihrer Kontraktion diese nebst der in ihr enthaltenen Zunge. Unterstützt werden sie in ihrer Thätigkeit durch mehrere Hautmuskeln. Hinter dem Kieferwinkel steigen nämlich von der Schultergegend fast senkrecht zur Mittellinie herab eine Unzahl sehr feiner Muskelfasern, die sich in der Mitte des Halses begegnen; verfolgt man sie nach ihrem Ursprunge, so findet man, daß sie durch Zerfaserung ziemlich starker, an der Vorderkante der Scapula in deren unterem Drittel entspringender Bündel entstehen. Ein anderer, schwächerer Muskel entspringt am Hinterhaupt und teilt sich in zwei Portionen, von denen die eine schräg nach hinten herabsteigt, die andere mehr in der Längsrichtung des Körpers nach hinten in die Gegend der Scapula zieht. Beide Portionen bilden mit dem erstgenannten Muskel ein Dreieck mit nach unten gerichteter Spitze. Durch ihre Kontraktion können diese Hautmuskeln komprimierend auf die zahlreichen großen Lymphräume wirken, welche in der Halsgegend hinter den Kieferwinkeln liegen, und so eine Verschiebung der Zunge nach hinten verhindern, wenn dieselbe durch Zusammenziehung des Kropfes gehoben wird.

Das nun folgende Vorschieben der Zungenspitze über den Rand des Unterkiefers und das zielende Hinrichten derselben nach der Beute wird durch die *Mm. genio-ceratoidei*, *genio-glossi* und *genio-hyoidei* bewirkt.

Die *Mm. genio-ceratoidei* (Fig. 4, 5, 6 *gc*) entspringen an der Außenfläche des Unterkiefers, gehen über dem *M. mylohyoideus* ant. her, dann unter dem *M. mylohyoideus* post. durch und inserieren an der Spitze der großen Zungenbeinhörner.

Die *Mm. genio-glossi* (Fig. 4, 5, 6 *gg*), auf deren Vorhandensein DUVERNOY (7b) aufmerksam macht, während CUVIER (4) angiebt, daß sie dem Chamäleon fehlen, entspringen an der Unterseite des Kiefers, nahe dem Kinnwinkel, gehen zwischen *M. mylohyoideus* ant. und *M. mylohyoideus* post. hindurch und in der Schleimhaut des Mundbodens ineinander über; sie umgrenzen den Eingang zur Zungentasche an seinem hinteren Rand und vermögen die Schleimhaut nach vorn zu ziehen; zugleich aber können sie durch eine sehnige Verbindung mit den kleinen Hörnern des Zungenbeins auf dieses im Sinne eines Zuges nach vorn einwirken.

Die Mm. geniohyoidei (Fig. 4, 5, 6 *gh*) (cerato-maxillaris CUVIER, hyomandibularis PRINZ LUDWIG FERDINAND) entspringen im Kinnwinkel, verlaufen gerade nach hinten und inserieren in zwei Portionen am großen Zungenbeinhorn in dessen ganzer Länge sowie am Zungenbein selbst.

Aus dem Verlaufe der eben genannten Muskeln ergibt sich ohne weiteres, daß sie einesteils durch schwache Kontraktion die Zunge nach vorn schieben, anderenteils durch einseitige Thätigkeit richten, sowie endlich, wenn alle zusammen energisch wirken, den ganzen Zungenbeinapparat kräftig nach vorn reißen können.

Es würde sich jetzt die Besprechung der für den eigentlichen Schleuderakt in Betracht kommenden Mittel anzuschließen haben. Hören wir zunächst, wie BRÜCKE den merkwürdigen Vorgang zu erklären sucht. Er schreibt:

„Betrachten wir zuerst denjenigen Teil der Zunge im engeren Sinne, welcher, wenn dieselbe in der Mundhöhle liegt, das vordere Ende des Zungenbeins, auf dem die Zunge steckt, zunächst umgiebt. Diesen bildet eine hohle, hinten drehrunde Muskelmasse, deren Fasern in sehr eigentümlicher Weise angeordnet sind. Wenn man einen Querschnitt betrachtet, so sieht man alle Fasern vom äußeren Kreise nicht radial, sondern schief und in einem nach außen schwach konvexen Bogen gegen den inneren Kreis verlaufen. Wenn man von hinten nach vorn fortschreitet, so sieht man, daß nach jeder ein-, zwei- oder dreifachen Lage die Richtung wechselt, so daß die Muskelfasern sich mit denen der vorhergehenden Schicht kreuzen. Wenn alle Fasern kontrahiert sind, so ist die Gleichgewichtsfigur der Muskelmasse von der Art, daß der Achsenkanal zu eng ist, um wie im erschlafften Zustande das Zungenbein aufnehmen zu können, und die Zunge wird also während der Kontraktion von diesem heruntergleiten müssen. Ich habe mich am frisch getöteten Tiere überzeugt, daß dies wirklich der Fall ist. Man entfernt zu dem Ende die Kiefer des Tieres voneinander und durchschneidet, um das Zuklappen derselben zu verhindern, die Kaumuskeln. Hält man dann das Tier so, daß die Schnauze und die Zungenbeinspitze nach oben gewendet sind, und berührt die Zunge mit den Elektroden eines Magnet-Elektromotors, so streckt sie sich und wird in die Höhe geschnellt, entfernt man die Elektroden, so erschlafft sie und sinkt wieder in ihre alte Lage herab. Man ersieht hieraus, daß diese Muskelmasse ein zweites beschleunigendes Moment für die Bewegung der Zunge aufbringt. Erstens wird das Zungenbein durch den *Musculus geniohyoideus*

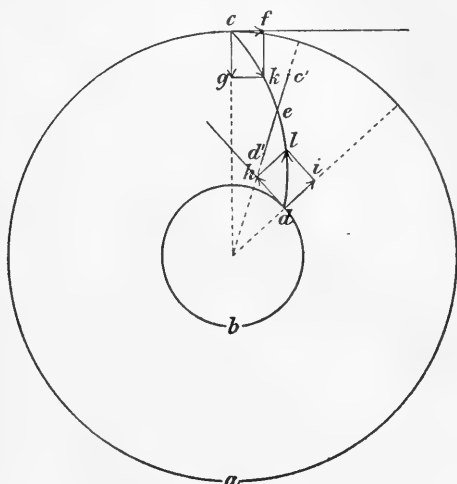
und mylohyoideus nach vorn gezogen, und zweitens gleitet in demselben Momente die Zunge auf dem konisch zulaufenden Zungenbeine von hinten nach vorn hin, indem der Druck ihrer Muskeln auf eine schiefe Ebene wirkt; die Geschwindigkeiten beider Bewegungen addieren sich, und daher rührt es, daß die geschnellte Zunge trotz ihres geringen Gewichtes z. B. eine Fensterscheibe, von der sie eine Fliege hascht, mit einem so lauten Schlage erschüttern kann, daß man über denselben erschrickt, indem man ihn den Kräften eines so kleinen und schwächlichen Tieres nicht zugetraut hatte. Es ist hierbei noch zu erwähnen, daß in der Gleichgewichtslage, welcher die sich kontrahierenden Muskeln zustreben, der Achsenkanal nicht drehrund bleibt, sondern sich abplattet, was den Vorteil hat, daß dadurch die Berührungsfläche zwischen Zunge und Zungenbein und somit die Reibung verkleinert wird. Ich schließe dies aus der von vorn nach hinten stark abgeplatteten Gestalt, welche namentlich der mittlere Teil der Zunge zeigte, wenn man den elektrischen Strom hindurchleitete, und welche nicht dem fast kreisförmigen Querschnitte entsprach, den eine gekochte Zunge bei vollkommen drehrundem Achsenkanale darbot. So sind hier alle Momente vereinigt, um die möglichst größte Geschwindigkeit hervorzubringen.“

BRÜCKE fügt hinsichtlich dieses, von ihm Accelerator linguae genannten Muskels noch hinzu, daß derselbe vorn in zwei durch eine Sehne verbundene Stücke, ein oberes, keilförmiges und ein unteres, halbcylindrisches, zerfällt, die vorn, wo der Achsenkanal aufhört, wieder verdünnt zusammenkommen; ferner giebt er noch an, daß der Faserverlauf nach vorn hin immer weiter von der radialen Richtung abweicht „und sich immer mehr der kreisförmigen Anordnung nähert, welche jedoch niemals wirklich erreicht wird“.

Untersuchen wir zunächst unter Zuhilfenahme einer schematischen Zeichnung, ob der von BRÜCKE beschriebene Accelerator linguae wirklich in der ihm zugeordneten Weise wirksam sein kann.

Die Figur stelle den Querschnitt des Hohlmuskels dar; *a* die äußere, *b* die innere Fascie desselben; der Bogen *c e d* stelle eine Muskelfaser in der Ruhelage vor. Gerät dieselbe in Erregung, so wird sie den bei *c* gelegenen Teil ihrer äußeren Hülle in der Richtung nach *e* hinzuziehen suchen, ebenso den bei *d* gelegenen der inneren Auskleidung. Die an *c* wirksame Kraft sei durch die Strecke *c k*, die an *d* wirksame durch *d l* ausgedrückt und gleichzeitig beide Strecken als Gerade angenommen. Zerlegt man jede

der beiden Kräfte in ihre Komponenten,  $c k$  in die tangential gerichtete Kraft  $c f$  und die radiäre Kraft  $c g$ , dementsprechend  $d l$  in  $d h$  und  $d i$ , so wird man leicht einsehen, daß das Resultat der Wirkung aller Muskelfasern, welche mit ihrer Konvexität wie die als Beispiel gewählte gerichtet sind, eine Drehung der inneren Auskleidung umgekehrt wie die des Zeigers der Uhr, eine Drehung der äußeren Hülle im Sinne des Uhrzeigers, sowie eine Dehnung des inneren, eine Verengung des äußeren Schlauches hervorbringen würden, so daß die angestrebte Lage und Länge der kontrahierten Faser  $c e d$  etwa durch  $c' e d'$  angedeutet werden könnte.



Aus dieser Überlegung ergibt sich ohne weiteres, daß keinesfalls, wie BRÜCKE will, der innere Raum des Hohlorgans bei der Kontraktion seiner Fasern zu eng wird, um das Zungenbein ferner beherbergen zu können; im Gegenteil geht das Bestreben der sich kontrahierenden Fasern dahin, ihn zu erweitern<sup>1)</sup>. Zugleich aber ergibt sich auch der Vorteil, welchen die Eigentümlichkeit bietet, daß in den einzelnen aufeinander folgenden Lagen die Richtung der Konvexität der im Bogen verlaufenden Fasern wechselt; es wird dadurch nämlich der drehende Einfluß, den die eine Lage auf die sehnige Um- und Auskleidung des Muskels ausübt, durch die nächstfolgende, entgegengesetzt drehende Lage aufgehoben; es fallen die tangential gerichteten Komponenten weg, die radiären bleiben und verstärken sich. Da hierdurch der zwischen der äußeren Hülle und der inneren Auskleidung gelegene Raum im

1) In der falschen Anschauung, daß der Accelerator den Achsenkanal durch seine Kontraktion verengern könne, war schon DUVERNOY, der ihn *muscle annulaire* nennt und als analog dem *Musculus lingualis transversus* anderer Vertebraten auffaßt, befangen; er meint, in der Ruhelage der Zunge fixiere er durch den Druck seiner Fasern die Zunge am Zungenbein; bei ausgestreckter Zunge verlängere er durch seine Kontraktion deren vorderes Ende. Das letztere ist ja richtig; wie ersteres möglich sein soll, verschweigt er.

Querschnitt verkleinert wird, die Masse der in ihnen enthaltenen Muskelfasern aber dieselbe bleibt, so wird das Resultat der Kontraktion eine Streckung des ganzen Hohlmuskels in die Länge sein, wie dies ja auch BRÜCKE bei seinen elektrischen Reizversuchen beobachtete. Von einem Druck des Muskels auf das in ihm steckende, „konisch zulaufende Zungenbein“ als auf eine schiefe Ebene kann also keine Rede sein.

Zweitens aber kann das Zungenbein, als Ganzes betrachtet, überhaupt nicht als eine schiefe Ebene in Anspruch genommen werden. Zwar verjüngt es sich von hinten nach vorn, besitzt aber an seinem vorderen Ende, was BRÜCKE ganz übersehen hat, eine knopfartige Verdickung; dieselbe kommt dadurch zustande, daß das vordere Ende sich nach der Dorsalseite umkrümmt und auf derselben nach hinten in ein dem Zungenbeinstift anliegendes Ligament ausgeht. Auf diese Weise ist das Zungenbein kurz vor seinem vorderen Ende am dicksten, und könnte als schiefe Ebene im Sinne BRÜCKE's nur das vom größten Umfange kurz vor der Spitze bis zu dieser selbst reichende Stück in Betracht kommen; und dies ist in der That der Fall; es wird nämlich die Anordnung der Muskelfasern, wie schon BRÜCKE sah, nach vorne eine mehr ringförmige, ja in der Gegend des vorderen Endes des Zungenbeinstiftes ist sie, wie mich Quer- und Längsschnitte belehrten, rein ringförmig (Fig. 7 *ri*). Hier wird also eine Verengerung des Achsenkanals zustande kommen und ein Abgleiten der sich kontrahierenden Muskelfasern nach vorne bewirken können. Würden sich die weiter nach hinten gelegenen Partien des Muskels mit mehr radiär verlaufenden Fasern durch ihre Kontraktion eng um den Zungenbeinstift herumschließen können, so würden sie an der vorne gelegenen knopfartigen Verdickung desselben ein unüberwindliches Hindernis finden und das Abgleiten der Zunge geradezu unmöglich machen. Es wird gerade darum im Gegenteil das Lumen des Hohlmuskels durch den Zug seiner Fasern erweitert, soweit es die innere sehnige Auskleidung gestattet, um ihn leichter über jene Verdickung hinwegzubringen.

Diese, über die Funktion des Hohlmuskels zunächst nur aus der Deutung des anatomischen Befundes gewonnenen Anschauungen werden nun durch das Experiment bestätigt und lassen sich sehr wohl auch mit den Resultaten der BRÜCKE'schen Versuche vereinbaren.

BRÜCKE fand bei der elektrischen Reizung der Zunge, daß „sie sich streckt und in die Höhe geschneilt wird“. Er stellt dabei

unbeabsichtigt gerade den Moment in den Vordergrund, welchem die größte Bedeutung für die Bewegung der Zunge zukommt, nämlich, daß sie sich streckt.

Durch dieses Strecken, welches mit einer großen Energie geschieht, erfährt der die Zungenkeule der Hauptmasse nach bildende *M. accelerator* an dem nach hinten von ihm in dichten Falten liegenden und nicht weiter zurückdrängbaren Zungenschlauche einen kräftigen Rückstoß im Sinne einer Bewegung nach vorwärts, die Zungenkeule wird demnach von dem feststehenden Zungenbeinstift nach vorn herunterfliegen. Zu gleicher Zeit aber wirken die in der Gegend des größten Umfanges des Zungenbeinknopfes verlaufenden Ringfasern komprimierend auf denselben und gleiten von ihm als von einer schiefen Ebene nach vorn herab; sie verstärken somit die nach vorn gerichtete Bewegung.

Vergleichen wir mit dieser Annahme die von mir angestellten Reizversuche.

1) An der in ihrer natürlichen Ruhelage befindlichen Zunge wird der *M. accelerator* gereizt. Unter Verminderung seines äußeren Umfanges tritt eine lebhaftere Längsstreckung auf, wobei er vom Zungenbeinstift abfliegt, den gefalteten Zungenschlauch nach sich ziehend.

2) Der Hohlmuskel der Zungenkeule wird vom Zungenschlauch abgetrennt und mit seiner Schnittfläche auf eine Glasplatte gestellt; bei der elektrischen Reizung streckt er sich gleichfalls und hüpfte dabei etwas in die Höhe. Der Widerstand der Glasplatte vertritt den vorher vom Zungenschlauch gebotenen.

3) In den Hohlraum der abgeschnittenen Zungenkeule wird der Zungenbeinstift in seine normale Lage gebracht. Bei Reizung des Muskels wird er etwas nach hinten herausgeschoben, eine Folge des von den Ringfasern des *M. accelerator* auf seinen Knopf ausgeübten Druckes. Im Gegensatz zur Wirklichkeit wird also hier der Hohlmuskel fixiert anstatt, wie es am Tiere selbst der Fall ist, der Zungenbeinstift.

4) Der andere Teil des *M. accelerator* mit ringförmigem Verlauf seiner Fasern wird abgetragen. Der Zungenbeinstift wird ebenso wie vorher in den Hohlmuskel eingeschoben, so daß der Knopf desselben jetzt frei liegt. Bei Reizung des Muskels streckt sich derselbe, ohne irgendwie bewegend auf den Zungenbeinstift einzuwirken.

5) Bei den drei letztgenannten Versuchen bemerkt man, daß der totale Durchmesser des querdurchschnittenen Hohl Muskels

etwas abnimmt, der axiale Hohlraum sich indes, statt sich zu verengern, eher etwas erweitert.

Ziehen wir die Summe aus dem bisher Gesagten, so bietet der *M. accelerator* der Chamäleonzunge ein Beispiel dafür, daß die Verkürzung der Fasern eines Muskels nicht direkt in Arbeit umgesetzt wird, indem dadurch die beiden Anheftungspunkte der Muskelfasern einander genähert werden, sondern daß die mit der Verkürzung einhergehende Verdickung der einzelnen Fasern, welche sich dank ihrer eigentümlichen Anordnung in einer Verlängerung des ganzen Muskels äußert, das eigentlich Wirksame darstellt; es wird dabei der an dem einen Ende des sich streckenden Muskels auftretende Rückstoß umgesetzt in eine Bewegung nach vorn.

Man wird vielleicht geneigt sein, dieser Kraft nicht eine so große Bedeutung für die Vorwärtsbewegung der Zunge zuzumessen, als ich es hier thue. Sieht man aber, wie energisch und plötzlich einerseits die Streckung erfolgt, und wie beweglich andererseits die Zunge auf dem Zungenbein aufsitzt, indem sie am frisch getöteten Tier schon bei der geringsten Neigung des Kopfes von ihm herab und zum geöffneten Maule herausrutscht, so wird man den Effekt leichter begreiflich finden. In Wirklichkeit kommt ja außerdem noch immer die gleichzeitige Wirkung der vorderen Ringmuskelschicht in Betracht. Ausgeschaltet ist ferner am lebenden Tier die bei elektrischen Reizversuchen nicht leicht zu vermeidende hemmende Wirkung der als *Retractores linguae* funktionierenden *M. hyoglossi*. Diese verlaufen nämlich im Zungenschlauche nach vorn und alsdann zu beiden Seiten des *M. accelerator*, so daß sie mit diesem gleichzeitig erregt werden. Von weiterer hoher Bedeutung ist die Geschwindigkeit, welche beim Vorwärtsreißen des Zungenbeinapparates durch die schon früher aufgezählten Muskeln der Zunge selbst mittelbar erteilt wird; wird dann, wie dies ja in Wirklichkeit geschieht, das Zungenbein plötzlich festgestellt, so fliegt die Zungenkeule vermöge ihrer Trägheit von demselben ab, und zwar mit einer Kraft, die DUVERNOY (7a) schon an sich für ausreichend erachtete.

Fassen wir das Gesagte noch einmal kurz zusammen, so kommen bei dem eigentlichen Schleuderakte drei verschiedene Kräfte in Betracht: erstens der Druck der vorderen Ringsfasern des *M. accelerator* auf den Knopf des Zungenbeinstiftes als auf eine schiefe Ebene; zweitens der Rückstoß des sich streckenden *M. accelerator* am Zungenschlauch; drittens die der Zungenkeule bei der heftigen Vorwärtsbewegung des Zungenbeinapparates durch



die Mm. genio-ceratoidei und genio-hyoidei mittelbar erteilte Geschwindigkeit.

Alle drei Kräfte wirken gleichzeitig in demselben Sinne und können so jene frappierende Wirkung hervorrufen, die uns in Staunen setzt.

Es mögen hier noch einige den M. accelerator linguae betreffende Einzelheiten Erwähnung finden, welche den früheren Beobachtern entgangen zu sein scheinen. Wie schon BRÜCKE angiebt, ist derselbe vorn in zwei Partien, eine obere und eine untere, zerspalten; ich fand nun, daß die Spitze des oberen Teiles von einem besonderen kleinen Muskel gebildet wird (Fig. 7, 8 *lm*), dessen Fasern in der Längsrichtung verlaufen. Durch eine zarte Membran steht er mit dem unteren, eine Hohlrinne darstellenden Teil in Zusammenhang; da diese Membran unmittelbar in die Fascie beider Muskelpartien übergeht, schließt sie den zur Aufnahme des Zungenbeinstiftes bestimmten Hohlraum nach vorn allseitig ab. Wichtiger erscheint mir ein anderes, bisher nur von einem Beobachter, so viel ich sehe, erwähntes Gebilde; das vordere Ende der unteren Hälfte des M. accelerator krümmt sich nämlich etwas nach oben um und geht dann in ein, aus gallertigem, mit zahlreichen elastischen Fasern durchsetztem Bindegewebe gebildetes Ligament über, das sich auf die Spitze des Zungenbeinstiftes fortsetzt; im Ruhezustand der Zunge nimmt es einen welligen Verlauf zwischen dem Zungenbeinstift und der Fascie des Innenraums des Hohlmuskels (Fig. 7 *li*).

Ihm kommt eine wenn auch mehr passive, so doch meiner Ansicht nach sehr wichtige Rolle beim Schleuderakte zu. Würde die Zunge, falls sie nach einem fliegenden Insekt geschleudert wird oder, nach einem sitzenden abgeschossen, ihr Ziel verfehlt hat, keinen anderen Widerstand finden, der ihre Bewegung hemmt, als den, welchen die Festigkeit der Gewebe des Zungenschlauches einschließlich der in ihm verlaufenden beiden Mm. hyoglossi, der Nerven und Gefäße darbietet, so würde bei der großen Heftigkeit des Wurfes sehr oft eine Zerreißung der genannten Gebilde, zum mindesten ein intensiver Schmerz, durch ihre Zerrung hervorgerufen, die Folge sein. Wird doch das Tier in einem solchen Falle, wenn es nicht ganz fest saß, so stark aus dem Gleichgewicht gebracht, daß es von seinem Sitze nach vorn herabsinkt, oder sich oft nur mit der größten Mühe festzuhalten vermag. Es kommt nun das beschriebene Ligament dadurch sehr vorteilhaft zur Geltung, daß es zunächst gestreckt, dann vermöge seiner

Elasticität etwas gedehnt wird und endlich der Zunge Stillstand gebietet, noch ehe die Gewebe des Zungenschlauches ad maximum gespannt werden; dieselben können sich nur so viel strecken, als die Ausgleichung der Falten, in denen sie alle in der Ruhelage verlaufen, bedingt <sup>1)</sup>).

Auch die funktionelle Bedeutung, welche DUVERNOY diesem Ligament zuschreibt, deckt sich mit meiner soeben geäußerten Anschauung.

Er sagt davon: La tige osseuse (qui forme le corps de l'hyoïde) donne attache, par son extrémité, à une substance ligamenteuse qui forme, depuis cette extrémité jusqu' à celle de la langue, un cordon, à la vérité de substance molle, et comme albumineuse après la mort, qui paraît avoir pour fonction de modérer l'extension de la langue, conjointement avec les muscles cérato-glosses et la peau de cet organe. Parvenue dans la massue de la langue, ce ligament s'élargit et s'aplatit, pénètre dans tout l'étendue du muscle lingual transverse, et s'attache à sa paroi inférieure.

Als letzter Akt der Zungenbewegung käme die Zurückführung des Zungenbeinapparates in die Mundhöhle, sowie das Überstreichen der Zunge auf den Zungenbeinstift betreffs der dabei wirksamen Kräfte in Betracht.

Die Zurückzieher des Zungenbeins sind bereits von CUVIER (4) richtig beschrieben worden und brauchen darum hier nur kurz erwähnt zu werden.

1) Der M. sterno-hyoideus (Fig. 1, 2, 4, 6 *sth*) entspringt am Sternum und inseriert am Körper des Zungenbeins. Auffallend ist die Verlagerung seines Ursprungs an das hintere Ende des Brustbeins; infolgedessen wird er sehr lang und zu einer sehr energischen Aktion befähigt.

2) Der M. sterno-ceratoideus (Fig. 4, 6 *st. c*) entspringt unter dem vorigen und inseriert am großen Zungenbeinhorn.

3) Der M. omo-hyoideus (Fig. 2, 4, 5, 6 *oh*) stellt ein außerordentlich dünnes und langes Muskelbündel dar, welches vorn oben an der Scapula entspringt und an der oberen Fläche des Zungenbeinkörpers inseriert.

---

1) Darauf, daß dies Gebilde bereits von DUVERNOY (7 b) abgebildet und beschrieben wurde, während alle anderen Autoren nichts davon erwähnen, weshalb ich es neu entdeckt zu haben glaubte, machte mich gleichfalls in lebenswürdiger Weise Herr Geheimrat Prof. Dr. LEXDIG aufmerksam.

Das Zurückstreifen des Zungenschlauches und der Zungenkeule geschieht durch die am Zungenbein entspringenden und in der vordersten Partie der Zunge in noch näher zu beschreibender Weise endigenden Mm. hyoglossi. Untersucht man auf sie hin die ruhende Zunge, so sieht man, daß ihr Verlauf keineswegs ein geradliniger ist, wie man es von einem kontrahierten Muskel erwarten sollte, sondern in wellenförmigen Biegungen den Falten des Zungenschlauches folgt, dessen Hauptmasse sie ausmachen (Fig. 1, 7 hg). Würden sie in der Ruhelage der Zunge gestreckt verlaufen, so müßten sie sich beim Schleudern derselben etwa um das Fünffache verlängern, oder, was dasselbe besagt, der Muskel müßte sich bei der Kontraktion um das Fünffache verkürzen, während die normale Verkürzung des kontrahierten Muskels im allgemeinen nur  $\frac{2}{5}$  der Länge des ruhenden beträgt.

Man muß annehmen, daß die Kontraktion der Hyoglossi eine so energische ist, daß die durch sie nach hinten gerissene Zungenkeule auch nach dem Aufhören der einwirkenden Kraft infolge ihrer Trägheit noch imstande ist, den Zungenschlauch samt den in ihm enthaltenen, nun ruhenden Mm. hyoglossi zusammenzuschieben. Doch kommt auch hierbei noch eine zweite Kraft in Betracht, welche in gleichem Sinne wirkt, die energische Retraktion, welche die sich kontrahierenden Sternohyoidei auf den knöchernen Zungenbeinapparat ausüben; die diesem erteilte Geschwindigkeit pflanzt sich durch den Zungenschlauch der gestreckten Zunge auch auf die Zungenkeule fort und treibt diese mit auf den Zungenbeinstift auf, sobald dieser letztere, wieder an seine ursprüngliche Lage zurückgekehrt, seine Bewegung aufgibt; gerade das umgekehrte Verhalten also, wie wir es beim Hervorschleudern zu berücksichtigen haben.

Außer den Mm. hyoglossi findet sich im Zungenschlauche noch ein anderer, schwach entwickelter Muskel vor, dessen Bündel in gewissen, meist mit den tiefsten Einkerbungen desselben zusammenfallenden Abschnitten, unter der Schleimhaut ringförmig angeordnet sind. Die Richtung seiner Fasern verläuft also kreisförmig um den axialen Hohlraum; es ist nicht unwahrscheinlich, daß er die Falten so tief einzuschnüren hat, als es zur vollständigen Bergung der Zunge in ihrer Tasche nötig ist. Anfangs war ich nicht abgeneigt, ihm auch einige Bedeutung für das Hervorschnellen der Zunge beizumessen, indem ich dachte, daß er durch seine Kontraktion den Zungenschlauch verengere und so auch verlängere. Wurde nämlich der gefaltete Schlauch mit den

Spitzen der Elektroden berührt, so fand prompt eine Streckung der Zunge statt. Es beruht diese Erscheinung jedoch vielmehr auf einer Reizung zweier starker Nerven, welche im Zungenschlauch nach vorn zum *M. accelerator* ziehen; daß letzterer also das eigentliche *Movens* war, zeigte sich auch, als ich ihn abgeschnitten hatte; denn dann blieb bei Reizung des isolierten Zungenschlauches die Streckung aus.

Es erübrigt noch die Besprechung der Veränderungen, welchen die Form der die Zungenspitze überkleidenden Drüsenmembran in den verschiedenen Phasen der Bewegung unterworfen ist, betreffs der dabei thätigen Muskeln. Wie früher gesagt wurde, wird durch das Herabziehen der Schleimhaut über die Zungenspitze vor dem Wurfe die durch Einstülpung gebildete Nische ausgeglichen. Dies geschieht nach BRÜCKE durch den *M. submucosus*; dieser bildet ein Netzwerk sich kreuzender Fasern zwischen den Leimdrüsen und geht nach unten, über die Zungenspitze nach hinten biegend, in zwei Bündel längsgerichteter Fasern über, die in der bindegewebigen Umhüllung der Zunge endigen (Fig 9); der *M. submucosus* preßt das Sekret aus den von ihm umspinnenen Leimdrüsen und zieht die Schleimhaut der Zungenspitze nach unten.

Beim Ausgleichen der Schleimhautnische kommt ihm ein zweiter, noch unbeschriebener, sehr zierlicher Muskel zu Hilfe. Derselbe (Fig. 9 *m. d*) entspringt an den Seitenrändern des eine Halbrinne darstellenden unteren Teils des *M. accelerator* (Fig. 9 *ai*), jederseits mit etwa fünf Bündeln, welche in der Sagittalebene zwischen den beiden seitlichen Endzipfeln der Schleimhautnische senkrecht emporsteigen, nach vorn umbiegen und im Dache der letzteren enden; auf Längsschnitten erscheinen die nach oben hin dicht aneinander liegenden Bündel als eine die Nische bogenförmig umgreifende, zusammenhängende Muskellage (Fig. 8 *md*); kontrahiert er sich, so wird die obere Wand der Nische nach unten und etwas nach hinten gezogen und, da gleichzeitig die untere Wand derselben durch den *M. submucosus* nach unten und außen gezogen wird, gleichsam die tiefste Partie der Nische hervorgequetscht.

Ist das Insekt aufgeklebt, so beginnt mit der Zurückziehung der Zunge zugleich die Einstülpung der Leimmembran, so daß, wenn jene wieder in ihre Ruhelage gebracht ist, auch die letztere vollendet ist. Wie das Aufstülpen der Zunge auf das Zungenbein, so wird auch die nischenförmige Einstülpung durch die Kontraktion der *Mm. hyoglossi* verursacht, und soll daher ihr Verhalten

im vorderen Zungenabschnitt hier beschrieben werden. Während im Zungenschlauch die Lage beider Muskeln eine seitliche ist, wenden sie sich nach vorn immer mehr nach der dorsalen Seite und bilden eine den M. accelerator von oben deckende Halbrinne; da, wo der Accelerator sich in eine obere und untere Partie sondert, tritt auch an jedem Hyoglossus eine Scheidung in eine äußere, mehr ventral gelegene Partie ein, welche durch schräge bis dorso-ventral verlaufende Muskelzüge von einer inneren Lage getrennt wird. In ihrem weiteren Verlauf gewinnen beide Teile an Mächtigkeit, der Superficialis erhält einen größeren Durchmesser in dorso-ventraler Richtung, während der Profundus ein im Querschnitt ovals Bündel bildet, welches nach oben mit dem entsprechenden der anderen Seite konvergiert. Wo die beiden seitlichen Aussackungen des blinden Endes der Nische sichtbar werden, liegen sie im Profundus eingeschlossen. Die Bündel beider Seiten werden hier in der Mittellinie von dem oben beschriebenen, von dem unteren Teil des Accelerator in die Höhe steigenden Muskel auseinandergehalten. Während die Mm. hyoglossi profundi an der Hinterfläche der zwei seitlichen Zipfel endigen (Fig. 9 *hg. p*), strahlen die Fasern der immer breiter gewordenen Superficiales in die Parenchymmuskulatur am Dach der Nische und an ihrer Rückwand aus (Fig. 9).

Ich will hier gleich meine Ansicht über die physiologische Bedeutung der Schleimhautnische anfügen. An ihrer Oberfläche münden zahlreiche, sackförmige, mit einem Cylinderepithel ausgekleidete Drüsen, deren zum Aufkleben der Insekten dienendes Sekret außerordentlich zäh an den mit ihm in Berührung kommenden Gegenständen haftet, wie aus nachstehender Beobachtung zu entnehmen ist.

Um eine von dem Tiere selbst herausgeschleuderte Zunge zur Untersuchung in ausgestrecktem Zustande zu erhalten, hatte ich eine kleine Schlagfalle nach Art eines Tellereisens konstruiert und, mit einem lebenden Nachtschmetterling beködert, in einiger Entfernung vom Chamäleon aufgestellt. Die Einrichtung war so getroffen, daß die Feder infolge des Stoßes der nach dem Insekt geworfenen Zunge ausgelöst werden sollte. Obschon nun der Stoß sehr heftig war, genügte seine Kraft doch nicht, um das Sperrholz zwischen den Bügeln der Falle herauszuschleudern. Da ich aber sah, welche Anstrengungen das Tier machen mußte, um die anklebende Zunge wieder von dem gut befestigten Insekte loszureißen, änderte ich die Konstruktion so, daß die Falle nunmehr

durch Zug an dem Sperrholz ausgelöst werden sollte, ein Versuch, der beim ersten Male gelang. Die Adhäsion der Zungenspitze an dem getroffenen Insekt war also vermöge ihres Sekretes so groß, daß selbst die energische rückziehende Kraft sie nicht zu überwinden vermochte; und doch war letztere noch größer als diejenigen Kräfte, welche die Zunge vorschleuderten, da sie im Gegensatz zu ihnen die Falle zum Zusammenklappen brachte.

Würde nun die mit so außerordentlich klebrigem Sekret, das übrigens auch an Glas, Metall etc. sehr fest haftet, bedeckte Schleimhautoberfläche frei zu Tage liegen, so würde sie bei geschlossenem Maule den Gaumen berühren und das Hervorschleudern der Zunge sehr erschweren, wenn nicht gänzlich unmöglich machen.

So aber wird die hauptsächlich mit Schleimdrüsen bedeckte Partie erst nach dem Hervorstrecken der Zunge bloßgelegt und kann alsdann, mit reichlichem Sekret bedeckt, voll und ganz zur Wirkung kommen. Ist sie ins Maul mit der anklebenden Beute zurückgezogen, so wird diese, wie man beobachten kann, bei der nunmehr erfolgenden gänzlichen Einstülpung heruntergeschoben und von den Kiefern erfaßt.

Es bliebe nun noch ein Muskel des vorderen Zungenabschnittes zu erwähnen, welcher die vom *M. accelerator* und den *Mm. hyoglossi* gebildete Zungenkeule ringförmig, unter der Schleimhaut verlaufend, umschließt; es ist dies der *M. lateralis linguae* BRÜCKE's.

Die BRÜCKE'sche Ansicht über diesen Muskel ist vollkommen richtig, wird aber, wie hier beiläufig bemerkt werden möge, von Prinz LUDWIG FERDINAND (12) so wiedergegeben, als ob BRÜCKE den *M. hyoglossus* darunter verstanden habe, dessen vorderen Teil BRÜCKE als *M. longitudinalis linguae* bezeichnet; während BRÜCKE sagt: „Nachdem die beschriebenen Längsfasern, die ich von dem übrigen *Musc. hyoglossus* als *M. longitudinalis linguae* unterscheiden will, beiderseits in den Furchen des *Accelerator linguae* bis zum vorderen Ende der Zunge verlaufen sind, setzen sie sich mittelbar an der Rückwand der *Membrana invischiante* (so nennt RUSCONI den Teil der Schleimhaut, der mit seiner klebrigen Absonderung zum Auftupfen des Insekts dient) fest, so daß sie durch ihren Zug dieselbe nach innen einstülpen können“, ist diese Stelle folgendermaßen wiedergegeben: „BRÜCKE sagt: Der *Musc. lateralis linguae*, unser *Musculus hyoglossus profundus*, setzt sich un-

mittelbar in die Membrana invischiante, wie RUSCONI die Schleimhaut in der Nische an der Zungenspitze bezeichnet, fort, so daß er durch seine Einwirkung die genannte Membran nach innen einstülpen kann.“ Der von Prinz LUDWIG FERDINAND S. 54, 1. Zeile (12) erwähnte, die Hyoglossi von außen deckende Ringmuskel ist der BRÜCKE'sche M. lateralis. Derselbe ist ziemlich fest mit dem M. hyoglossus superficialis verwachsen, mit ihm eine Muskelplatte aus senkrecht einander kreuzenden Fasern darstellend (Fig. 9 l l).

---

Zum Schlusse sei es mir noch gestattet, Herrn Prof. Dr. BOVERI für die Anregung zu dieser Arbeit und die Überlassung des wertvollen Materials, Herrn Prof. Dr. FICK für die gütige Erlaubnis zur Vornahme der physiologischen Experimente im physiologischen Laboratorium, sowie Herrn Privatdozenten Dr. SCHENK für die freundliche und liebenswürdige Unterstützung bei Vornahme der letzteren meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

---

### Litteratur-Verzeichnis.

- 
- 1) NICOL. C. F. de PEIRESE *vita per Petrum Gassendum*, Hagae Comit. 1651, p. 479.
  - 2) PERRAULT, Mémoires pour servir à l'histoire nat. des animaux de l'Académie Royale des sciences de Paris, 1676.
  - 3) VALLISNERI, ANT., *Istoria del Camaeleonte affricano e di varj animali d'Italia*, Venetia 1715.
  - 4) CUVIER, G., *Leçons d'anatomie comparée*, publiées par C. DUMÉRIL, Tome III, 1805.
  - 5) HOUSTON, JOHN, On the structure and mechanism of the tongue of the Chamaeleon. *Transact. R. Irish Acad.*, Vol. 15, 1828, p. 177—201.
  - 6) MAYER, A. F. F. C., *Analekten für vergleichende Anatomie*, Bonn 1835, p. 42, 43.
  - 7 a) DUVERNOY, G. L., Sur les mouvements de la langue du Caméléon. *Compt. rend. Acad. Scienc. Paris*, Tome II, 1836, p. 190—1, 349—51. — b) Mémoires sur quelques particularités des organes de la déglutition de la classe des oiseaux et des reptiles. (Separat erschienen, die vorige Abhandlung ergänzend.)
  - 8) DUMÉRIL, C., Sur les mouvements de la langue chez les Caméléons. *Compt. rend. Acad. Scienc. Paris*, Tome II, 1836, p. 228—30.
  - 9) RUSCONI, MAURO, Beobachtungen am afrikanischen Chamäleon. *F. MÜLLER's Archiv für Anat., Phys. u. wiss. Med.*, 1844, p. 508—19.
  - 10) BRÜCKE, Über die Zunge der Chamäleonen. *Sitzungsberichte der math.-naturw. Klasse d. Kais. Akad. d. Wiss.*, Bd. 8, 1852.
  - 11) ZAGLAS, JOHN, On the tongue of the Chamaelon and the mechanism of its projection and retraction. *GOODSIR's Annals of Anatomy and Physiology*, Edinburgh 1852, p. 138—52. (Diese Arbeit war mir nicht zugänglich.)
  - 12) PRINZ LUDWIG FERDINAND, *Zur Anatomie der Zunge*, München 1884.
-



## Figuren-Erklärung

zu Taf. III.

<i>gc</i> = M. genio-ceratoideus.	<i>ma</i> = M. accelerator linguae.
<i>gg</i> = M. genio-glossus.	<i>mh. a</i> = M. mylohyoideus anterior.
<i>gh</i> = M. genio-hyoideus.	<i>mh. p</i> = M. mylohyoideus posterior.
<i>h</i> = Knorplicher Stift des Zungenbeines.	<i>oh</i> = M. omo-hyoideus.
<i>hg</i> = M. hyoglossus.	<i>stc</i> = M. sterno-cleido-masticus.
<i>hgp</i> = Dessen tiefere Lage im vorderen Zungenabschnitt.	<i>sth</i> = M. sterno-hyoideus.
<i>li</i> = Vom Zungenbeinstift ausgehendes Ligament.	<i>ts</i> = Luftsack an der Trachea.

Fig. 1. Sagittaler Gefrierschnitt durch den Kopf und die Zunge in Ruhelage.

Fig. 2. Sagittaler Gefrierschnitt durch den Kopf und die Zunge in ausgestrecktem Zustande. *c* = Herz; *m* = Unterkiefer; *p* = Pulvinar, polsterförmiger Wulst am Zungenrücken vorn.

Fig. 3. Ansicht des Mundhöhlenbodens bei ruhender Zunge; der Schnitt ist parallel der Ebene des Unterkiefers zwischen diesem und dem Oberkiefer geführt. *km* = Kaumusculatur; *l* = Eingang zum Larynx; *oe* = Oesophagus; *tr* = Trachea; *p* = Pulvinar.

Fig. 4. Kopf und Halsgegend von unten; die Haut ist abpräpariert; die von den Mm. mylohyoideus ant. und mylohyoideus post. gebildete Schicht ist rechts nach Durchtrennung in der Mittellinie aufgeklappt, links ganz abgetragen. Die Zungentasche ist teilweise gespalten und läßt in der Tiefe die untere Fläche der Zunge sichtbar werden.

Fig. 5. Die zwischen den beiden Unterkieferästen verlaufende Muskulatur; Ventralansicht. Nach Durchtrennung in der Mittellinie ist links der M. mylohyoideus ant. zur Seite geschlagen.

Fig. 6. Die Muskeln des Zungenbeins; der Kopf ist etwas nach der linken Seite gedreht. *m* = Großes Horn des Zungenbeins.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch die ruhende Zunge (Vergr. 4). *lm* = kleiner Längsmuskel, dem vorderen Ende des oberen Teils des M. accelerator auf der dorsalen Fläche aufgelagert. *ri* = Vorderste Partie des M. accelerator mit ringförmig angeordneten Fasern.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch die ausgeschleuderte Zunge (Vergr. 6). Das Präparat wurde von einer auf die im Text geschilderte Weise in ausgeschleudertem Zustand fixierten Zunge gewonnen. Durch die Anstrengungen des Tieres, letztere vermittelt der *Mm. hyoglossi* zurückzuführen, wurde die Schleimhautnische ad maximum eingestülpt, während sie an der normal ausgestreckten Zunge gänzlich ausgeglichen ist. *md* = *M. depressor*. Die übrigen Bezeichnungen sind dieselben wie vorher.

Fig. 9. Vorderer Abschnitt der Zunge. Dieselbe ist in der dorsalen Mittellinie durch einen Schnitt gespalten, der vorn auch durch die Schleimhautnische geht; die beiden Hälften derselben sind nach den Seiten umgeklappt. Der *M. accelerator* ist gleichfalls gespalten; in seinem Inneren ist das gallertige Bindegewebe sichtbar, dessen dichter, centraler Teil ein von der Spitze des Zungenbeinstiftes nach dem vorderen Ende der unteren Hälfte des *M. accelerator* ziehendes Ligament (*li*) bildet. (Das Präparat ist von einer aus dem Maul hervorgezogenen Zunge.) *ll* = Muskelschicht, gebildet aus den Fasern des *M. hyoglossus superficialis* und des *M. lateralis linguae*; *ai* = unterer Teil des *M. accelerator*, von dessen Seitenrändern die Bündel des *M. depressor* nach dem Dach der Nische emporsteigen.

# Studien über den Mechanismus der Zellteilung.

Von

**Dr. L. Drüner,**

Assistent am anatom. Institut zu Jena.

Mit Tafel IV—VIII.

---

## Einleitung.

Seit den ausgedehnten Arbeiten W. FLEMMING's über die Spermatogenese des Salamanders und die bei derselben auftretenden Kernteilungsformen ist der Hoden dieses Tieres von einer großen Zahl von Forschern zum Objekt genommen worden, deren Untersuchungen zum Teil auf die Vorgänge der Samenentwicklung im engeren Sinne gerichtet waren, zum Teil sich den hier sehr leicht zugänglichen Verhältnissen der direkten und indirekten Kernteilung zuwandten.

Die Größe und der Protoplasmareichtum der Zellen, sowie der Umstand, daß man in einem Schnitte Hunderte von Zellen nebeneinander findet, und daß unter diesen eine große Zahl, in gewissen Stadien fast die Hälfte in Karyokinese begriffen gefunden werden, erleichtert die Untersuchung sehr. Dazu kommt, daß hier nur zwölf Chromosomen gegenüber der Zahl von 24 bei den übrigen Gewebszellen auftreten. Das macht diese Zellen für Studien, die in erster Linie auf die Untersuchung der Kernspindel gerichtet sind, ganz besonders geeignet, und es ist nicht zu verwundern, daß gerade hier so wichtige Fortschritte in der Erkenntnis der Spindelentwicklung erzielt wurden.

HERMANN'S <sup>1)</sup> Angaben, die sich hauptsächlich auf die erste Generation der Spermatocyten mit vorwiegend heterotypischer Form der Kernteilung beziehen, wurden von NICOLAS <sup>2)</sup> und BENDA <sup>3)</sup> bestätigt und in einigen Punkten erweitert.

Die Kenntnis der ersten Entstehung der karyokinetischen Spindel haben diese Arbeiten wesentlich gefördert. Aber in Bezug auf den Mechanismus der Zellteilung haben sie wenig Neues zu Tage geliefert.

Daß durch die Kontraktion der von jedem Pol zu den chromatischen Schleifen ziehenden Fasern des Spindelmantels die Asterbildung und das Auseinanderweichen der Tochtersegmente veranlaßt wird, war durch die glänzenden Untersuchungen von BENEDEN'S und BOVERI'S für das Ei von *Ascaris megalocephala* festgestellt worden. Und daß dies auch beim Salamander als treibendes Agens anzunehmen sei, dafür waren schon damals eine große Zahl von Beobachtungen geltend zu machen.

Die Frage aber, durch welche Kräfte die Fixation der Pole gegen diesen Zug und ihre Entfernung voneinander bewirkt wird, war in diesen Arbeiten nicht aufgeworfen worden.

Für die Karyokinese des *Ascariseies* hatten auch diesen Punkt VAN BENEDEN und BOVERI aufgeklärt:

„Il est probable que les filaments des cônes principaux déterminent en se contractant, sinon le dédoublement des anses chromatiques primaires, tout au moins l'écartement et le cheminement des anses chromatiques secondaires vers les pôles de la figure dicentrique; que les filaments qui, partant de ce même corpuscule centrale, soit directement, soit indirectement, se fixent à la surface de la cellule, plus particulièrement suivant les surfaces coniques du cône antipode, retiennent le corpuscule central et, en l'empêchant d'être attiré vers le plan équatorial par l'action des fibrilles du fuseau, font de lui un point d'appui permettant l'écartement des anses chromatiques secondaires“ <sup>4)</sup>.

VAN BENEDEN schreibt also der Kontraktion der von den Polen zu den Chromosomen ziehenden, den Mantelfasern ent-

1) F. HERMANN, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1891.

2) M. A. NICOLAS, Les sphères attractives et le fuseau achromatique dans le testicule adulte dans la glande génitale et le rein embryonnaires de la salamandre. Comptes rendus des séances de la société de Biologie, 28 mai et 23 juin 1892.

3) Verhandlungen der Anatom. Gesellschaft. Anat. Anzeiger, 1893.

4) Nouvelles recherches, S. 67 u. 68.

sprechenden Fibrillen der cônes principaux hauptsächlich die Wirkung des Auseinanderweichens der sekundären chromatischen Schleifen, der Tochtersegmente, zu, während den cônes antipodes im wesentlichen nur die Bedeutung zukommt, die Pole zu fixieren.

BOVERI's Darstellung weicht etwas davon ab: „Es handelt sich bei dem Vorgang des Auseinanderweichens im wesentlichen nicht um eine Bewegung der Tochterelemente gegen die Pole, sondern um eine Bewegung der Pole selbst, die die mit ihnen verbundenen Chromatinfäden einfach nachziehen“<sup>1)</sup>.

Eine große Zahl der Figuren VAN BENEDEN's sowie BOVERI's sprechen übereinstimmend dafür, daß beide Faktoren wirksam sind, daß aber die Entfernung der Pole voneinander für die Abstandszunahme der Tochtersegmente in erster Linie maßgebend ist. Ob aber diese Entfernung der Pole voneinander allein durch die Verkürzung der Fasern der cônes antipodes verursacht wird, ist damit noch nicht entschieden. Ich werde weiter unten versuchen, auch die durch die Zusammenziehung des ganzen Radiensystems bedingte Formveränderung des Eies hierfür heranzuziehen.

Jedenfalls aber sind es die sicher nachgewiesenen Beziehungen der Polstrahlen zu der Zellmembran und ein hoher Grad von Festigkeit und Regelmäßigkeit der letzteren, welche für alle diese Vorgänge Voraussetzung sind.

Vier Jahre später hat FLEMMING diese eben behandelte Frage nach der Ursache für die Fixation und Entfernung der Pole zum ersten Male berührt:

„Nach allem nämlich, was VAN BENEDEN und BOVERI gezeigt haben, können wir annehmen, daß das Auseinanderweichen der Pole bedingt wird durch eine centrifugale Verkürzung der Polstrahlen, speciell derer der Antipodenkegel“<sup>2)</sup>.

Hiergegen regt sich aber sofort einiges Bedenken:

1) Einmal liegt die stillschweigende, aber nicht bewiesene Annahme zu Grunde, daß Spindel und Polstrahlen im Ei von *Ascaris megalocephala* in morphologischer und physiologischer Beziehung wenigstens der Hauptsache nach mit den gleichen Bildungen in den von FLEMMING untersuchten Zellen der Larven von *Salamandra maculosa* übereinstimmen. Niemand anders als BOVERI selbst hat aber gerade vor einer solchen Annahme eindringlicher gewarnt und auf die Möglichkeit weitgehender Verschiedenheiten aufmerksam gemacht<sup>3)</sup>.

1) Zellenstudien. Jenaische Zeitschrift, 1888, S. 804.

2) Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. für mikr. Anat., 1891, S. 726.

3) l. c., S. 693.

2) Es wäre dann hier zu erwarten, daß im Text oder auf den Abbildungen etwas von den Beziehungen der Polstrahlen zur Zellmembran zu erkennen wäre, die ja für die gleichen Verhältnisse im Ascarisei von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Es muß daher überraschen, daß überall da, wo Polstrahlen gezeichnet sind, diese in einiger Entfernung von der Zellmembran frei endigen. Weshalb diese Strahlen, welche nur „einen Zusammenhang mit den aufgelockerten Fadenwerken in dem hellen Innenteil des Zellenleibes und dadurch wieder mit der Peripherie erkennen lassen“<sup>1)</sup>, sich gerade „centrifugal“ verkürzen sollen, wenn sie sich kontrahieren, ist auf keine Weise zu ersehen, und auch im Text findet sich nichts, was dies verständlich zu machen versuchte. Dort heißt es nur: „In der Strahlung markieren sich eine Anzahl dickerer Fasern, welche ich für gleichwertig mit VAN BENEDEN's „cônes antipodes“ halte.“

3) Es beziehen sich die Angaben VAN BENEDEN's und BOVERI's über die Wirkung der Polstrahlen bei der Entfernung der Pole voneinander ausschließlich auf das Monasterstadium und die auf dasselbe folgenden Phasen. Welche Kräfte die Bewegung und Entfernung der bei Beginn der Karyokinese einander sehr nahe und der Membran dicht anliegenden Pole bis zur Ausbildung des Monasters verursachen, ist in den Arbeiten von BOVERI und VAN BENEDEN nicht behandelt. FLEMMING übernimmt aber gerade für die diesen Stadien im Ascarisei entsprechenden die durch VAN BENEDEN und BOVERI für andere Phasen festgestellten Kraftäußerungen der Polstrahlen.

Wenn aber ein Forscher von so hervorragenden Verdiensten um die Cellularhistologie und von so reichen Erfahrungen, wie FLEMMING, eine derartige Annahme macht, so genügt es nicht, bloß Bedenken gegen dieselbe zu äußern, sondern es bedarf der strikten Widerlegung, bevor es erlaubt ist, von ihr abzusehen und andere Wege einzuschlagen.

Hierauf hatten sich weitere Untersuchungen über den Mechanismus der Karyokinese zunächst zu richten.

### Untersuchungsverfahren.

Die mit Chrom-Osmium-Essigsäure in toto fixierten Hoden wurden mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin ( $\frac{1}{2}$  % wässrige

1) l. c., S. 724.

Lösung) 36 Stunden durchgefärbt, 24 Stunden mit einer  $\frac{1}{3}\%$  wässrigen Lösung von einfach chromsaurem Kali behandelt, gehärtet, eingebettet und in Schnitte von 3—7,5  $\mu$  (je nach Bedarf) zerlegt. Dann wurde eine 3-tägige Nachfärbung mit Safranin in alkoholischer Lösung mit nachfolgender Differenzierung in salzsaurem Alc. abs. (1  $\%$ ), Entwässerung in Alc. abs., Aufhellung in Xylol und Einschließung in Kanadabalsam angewandt. Diese Methode ist eine der besten für Untersuchungen von Protoplasmastrukturen und seit langer Zeit in Gebrauch. Die so behandelten Schnitte zeigen nun schon bei schwacher Vergrößerung große Verschiedenheiten in Bezug auf Fixierung und Färbung, je nachdem man mehr peripher oder central gelegene Partien ins Auge faßt.

Die am meisten peripher gelegenen Zelllagen sind für feinere auf die Struktur der Spindel gerichtete Untersuchungen gänzlich unbrauchbar. Nur die chromatischen Schleifen treten scharf und gut gefärbt hervor, alles andere ist bis auf spärliche Reste zerstört und in einen feinkörnigen Detritus verwandelt. In der Spindel erkennt man nur selten einmal Fasern, die aber viel zu undeutlich sind, als daß man über ihren Verlauf irgend etwas Sicheres angeben könnte. Von Polkörperchen und Polstrahlung ist auch nur sehr wenig zu erkennen.

Ganz anders ist das in den nur 2—3 Zelldicken tiefer nach innen gelegenen Partien. Hier finden sich ganz vortreffliche Bilder, die in Bezug auf Feinheit und Schärfe der Struktur in nichts den von HERMANN und FLEMMING in ihren neueren Arbeiten gezeichneten Figuren nachstehen. Die Centrosome der Prophasen, des Asterstadiums und der nächstfolgenden Phasen waren an gelungenen Präparaten intensiv dunkelrot gefärbt, die Fibrillen der Spindel und die Polstrahlen blauschwarz. Die Centrosome an den ruhenden Kernen hatten die Safraninfärbung nicht angenommen.

An diesen Präparaten habe ich meine Studien begonnen, und die meisten Resultate über die Beschaffenheit der Centralspindel und der Mantelfasern wurden hier erzielt.

Nach und nach wurde ich aber auf gewisse Unterschiede, namentlich in der Beschaffenheit der Polstrahlung und der Mantelfasern aufmerksam, die die Vermutung nahelegten, daß auch hier nicht alles erhalten war, was im lebenden Zustand dagewesen sein mochte. Namentlich aber waren es die Strukturen der ruhenden Zelle und die der ersten Stadien der Spindelentwicklung, welche dazu Veranlassung gaben, nach besseren Methoden Ausschau zu halten.

Die schon bei früheren Untersuchungen <sup>1)</sup> angewandten Mischungen, Sublimat-Essigsäure und Sublimat-Osmium-Essigsäure, haben sich auch hier so vortrefflich bewährt, daß ich keine weiteren Mittel zur Hilfe zu nehmen brauchte.

Als Färbungsmittel wurde hauptsächlich die EHRLICH-BIONDI'sche Mischung angewandt, doch in etwas anderer Weise als von M. HEIDENHAIN <sup>2)</sup>. Die auf dem Objektträger aufgeklebten Schnitte wurden für 10 Minuten in die unverdünnte Lösung gethan, dann flüchtig (2 Sek.) mit Brunnenwasser abgespült und für 1 Minute der Wirkung von salzsaurem. Alc. abs. 1 %<sub>00</sub> ausgesetzt, dann in Alc. abs. entwässert. Die chromatische Kernsubstanz nimmt dann einen blau-schwarzen Ton an, die außerordentlich scharfen Protoplasmastrukturen erscheinen intensiv rot gefärbt. Namentlich für die Strukturfeinheiten der Polstrahlung und des Protoplasmas der ruhenden Zelle giebt diese Methode vortreffliche Resultate. Vor dem von HEIDENHAIN angegebenen Verfahren hat sie den Vorzug der schnelleren und leichteren Ausführbarkeit.

Gut fixierte Präparate geben fast bei jeder beliebigen Färbung, selbst bei Durchfärbung mit Bleu de Lyon und Karmin Resultate, und kleine Mängel der Färbung können zum Teil durch gutes Licht und enge Blende ausgeglichen werden. Niemals aber ist ein Mangel der Fixierung durch irgend eine Art der Färbung oder durch Anwendung starker Vergrößerungen zu ersetzen.

## I. Ueber die Bedeutung, welche FLEMMING den Polstrahlen zuschreibt.

Zunächst bedarf es nur eines Blickes auf die Tafeln VAN BENEDEN's <sup>3)</sup>, die in Bezug auf die Polstrahlung und die cônes antipodes aus Gründen, die M. HEIDENHAIN ausführlich erörtert hat <sup>4)</sup>, ergiebiger sind, als die BOVERI's, um festzustellen, daß es in den Phasen vom Knäuel bis zum Monaster die Kontraktion der Polstrahlung, speziell der cônes antipodes nicht sein kann, welche die Entfernung der Pole voneinander hervorbringt. Denn die Entfernung zwischen den Polen und den jedesmaligen Ansatz-

1) L. DRÜNER, Beiträge zur Kenntnis der Kern- und Zellen-degeneration. Diese Zeitschrift, Bd. XXVIII, N. F. XXI.

2) Kern und Protoplasma, S. 116.

3) l. c., Tafel I u. VI. Nach diesen wurden die Schemata Fig. 58—61 angefertigt.

4) Kern u. Protoplasma, S. 153, 154.



punkten der cônes antipodes wird immer größer statt kleiner (vergl. die Schemata Fig. 58, 59, Taf. VIII), und die Bewegung der Pole erfolgt in einer ganz anderen Richtung. Wollte man diese auf die Kontraktion irgend welcher anderer Fasern zurückführen und aus der Richtung der Bewegung auf die sie hervorrufenden Kräfte schließen, so kämen zunächst die äußersten, an die Membran ansetzenden Strahlen in Betracht, welche ungefähr in der Richtung der Bewegung der Pole verlaufen. Aber auch diese verkürzen sich nicht, sondern verlängern sich mit dem allgemeinen Wachstum der Sphäre, und das Gleiche dürfte für alle anderen Strahlen gelten, wenn man etwa versuchen wollte, die Richtung der Bewegung als die Resultante mehrerer wirksamer Zugkräfte aufzufassen. Das einzige Zeichen, daß in den Prophasen überhaupt eine Kontraktion von Fasern stattfindet, ist die cirkuläre Einziehung an der Eioberfläche da, wo die Fasern der Antipodenkegel ansetzen und ein Teil der Bewegungen der Chromosomen. Aus den in dieser Richtung wirksamen Kräften ist aber die Wanderung der Pole bis zum Monasterstadium unter keinen Umständen ableitbar.

So viel glaube ich mit Sicherheit aus den Abbildungen VAN BENEDEN's und BOVERI's entnehmen zu können, auch ohne eigene Untersuchungen am *Ascarisei* angestellt zu haben.

Die Annahme, welche FLEMMING in Bezug auf diesen Punkt gemacht hat, stimmt also nicht zu den thatsächlichen Befunden am *Ascarisei*.

In den Zellen des Salamanders, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, sind die Verhältnisse zunächst ganz die gleichen.

Im allgemeinen liegen die Pole während der Prophasen und der Spindelentwicklung der Zellmembran näher als zur Zeit der Ausbildung des Monasters (vergl. die Fig. 1, 3, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 16—24 der Tafeln IV und V mit Fig. 28, Taf. V, und Fig. 35, Taf. VI. Schemata 52—56, Taf. VIII).

Ihre Entfernung voneinander und von der Membran erfolgt nicht in der Richtung von mit der Membran verbundenen Polstrahlen (soweit solche Verbindungen hier überhaupt vorhanden sind), sondern in der Richtung von Strahlen, welche nicht so weit reichen, oder in einer solchen, in der Polstrahlen überhaupt nicht vorhanden sind (Schemata Fig. 54, 55, 56, Taf. VIII; Fig. 43, 45, 47, 48, Taf. VII). Alle Polstrahlen verlängern sich und erreichen im Monasterstadium ihre größte Länge und stärkste Ausbildung. Eine Verkürzung ist bis hierher nicht nachzuweisen. Auch hier können es also keine Zugkräfte sein, welche

die Entfernung der Pole voneinander und die Wanderung derselben verursachen.

Ein sehr wesentlicher Unterschied von den gleichen Verhältnissen im Ei von *Ascaris* besteht aber darin, daß hier, beim Salamander, von vornherein alle typischen Beziehungen der Polstrahlen zur Zellmembran fehlen, die im Ei von *Ascaris* so deutlich ausgeprägt sind.

Die Lage der Polkörperchen zur Zellmembran ist hier vielmehr in den Prophasen eine ganz willkürliche, von der Ausbildung und Richtung der Polstrahlen unabhängige (Fig. 7, 9, 10, 13, Taf. IV). Nur zum Kern, zu den Chromosomen bilden sich sehr bald feste und konstante Beziehungen heraus.

Erst in den späteren Stadien, in denen die Centralspindel schon herangewachsen ist, und die Chromosomen beginnen, dem Zuge der Mantelfasern folgend, sich nach der Äquatorialebene hinzubewegen und um die Centralspindel anzuordnen, erst dann pflegt sich ein bei beiden Polkörperchen annähernd gleicher Abstand von der Kernmembran herauszubilden (Fig. 17, 18, 19, 22, Taf. V), der aber auch jetzt noch meist geringer ist, als der Abstand im Monasterstadium nach vollendeter Entwicklung der Centralspindel.

Ist dies Stadium endlich erreicht, so sind gewisse regelmäßig vorhandene Beziehungen der Polstrahlen zur Zellmembran nicht mehr zu verkennen. Der Abstand beider Pole von der Zellmembran in der Richtung der Spindelachse ist jetzt annähernd gleich. Legt man durch das Polkörperchen eine zur Spindelachse senkrechte Ebene, so liegt das Polkörperchen annähernd in der Mitte der auf dieser Ebene durch die Zellmembran begrenzten Fläche (Fig. 28, 30, 32, 35, vergl. auch 50). Kleinere und größere Abweichungen erklären sich in jedem Falle leicht und ohne Zwang aus den durch äußere Umstände bedingten Unregelmäßigkeiten der Zellmembran.

Aber auch jetzt findet sich nichts den cônes antipodes und den durch ihre Anheftung an der Zellmembran hervorgerufenen ringförmigen Furchen (*cercle polaire*) Ähnliches. Es muß vielmehr auffallen, daß gerade diejenigen Fasern, welche bei einem Vergleich mit denen der cônes antipodes in erster Linie in Betracht kämen, häufig am allerschwächsten ausgebildet sind, während die zur Spindelachse ungefähr senkrecht vom Polkörperchen abgehenden Strahlen viel mehr hervortreten (Fig. 28, 32, 35). Es muß ferner auffallen, wie außerordentlich variabel die Ausbildung der Polstrahlen, sowohl bei Zellen desselben wie auch ver-

schiedener Gewebe sich verhält. Ja sogar an den beiden Polen derselben Zellen finden sich nicht selten erhebliche Unterschiede.

Auf die mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixierten Präparate ist dabei verhältnismäßig wenig Gewicht zu legen, denn hier zeigt sich oft die Polstrahlung gar nicht oder nur mangelhaft erhalten. Aber Sublimatpräparate und der Vergleich der Figuren anderer Arbeiten erheben dies über allen Zweifel (z. B. M. HEIDENHAIN, Fig. 18, Taf. X, und F. REINKE's Fig. 16, 17, Taf. XXIII u. Taf. XXIV<sup>1)</sup>).

Wenn schon damit die Richtigkeit der, wie schon gesagt, durch nichts bewiesenen Annahme, daß die Fixation der Pole und ihre Entfernung voneinander auch in diesen und den folgenden Stadien durch Spannung und centrifugale Verkürzung der an die Zellmembran (oder Peripherie) angehefteten Polstrahlen bedingt sei, im höchsten Maße zweifelhaft ist, so wird die Unrichtigkeit derselben zur Gewißheit, wenn man an der Zellmembran Spuren findet, die davon zeugen, daß von den Polen aus nicht nur kein Zug, sondern sogar ein unter Umständen nicht unerheblicher Druck auf die Zellmembran ausgeübt wird. Dies ergibt aber die Untersuchung der Karyokinese der Follikelzellen.

Diese während der Ruhe flachen, schalenförmig den Genitalzellen anliegenden Gebilde nehmen während der Karyokinese eine polygonale, den sich ihnen bietenden Lücken angepaßte Gestalt an. Von den Geschlechtszellen sind sie dann durch ihre geringere Größe und die größere Zahl der Chromosomen (24 gegenüber 12 der Genitalzellen) zu unterscheiden. Hier ist die Polstrahlung ganz auffallend schwach entwickelt (Fig. 36, 37), oft liegt das Polkörperchen der Membran auch im Monasterstadium dicht an.

In solchen Fällen findet man nun nicht selten an diesen Stellen, daß die Membran nach außen aufgetrieben ist; diese Auftreibung setzt sich auch auf die Membran der Nachbarzelle fort, diese wird dort eingebuchtet. In der Mitte der Auftreibung, der Membran dicht anliegend, findet sich das Polkörperchen (Fig. 37 a u. b). Der Abstand der beiden Polkörperchen voneinander ist aber deshalb nicht geringer, als in Zellen, in denen sie in einiger Entfernung von der Membran liegen<sup>2)</sup>. Ich kann diese Erscheinungen nicht anders deuten, als daß hier zwischen den beiden Pol-

---

1) Archiv für mikr. Anat., Bd. 43.

2) Da in der Fig. 37 a zu Grunde liegenden Zelle die Spindelachse die Horizontalebene in einem Winkel von nahezu  $45^{\circ}$  schneidet, so ist hier die Annäherung der Pole im Vergleich zu Fig. 36 eine nur scheinbare.

körperchen wirksame Stützen, kräftiger als der Widerstand der Zellmembran der eigenen und der benachbarten Zelle, vorhanden sind, welche die Polkörperchen von einander entfernt halten, und kann die an der Membran hervorgerufenen Veränderungen nur als von den Polen ausgeübte Druckwirkungen auffassen.

Ein Gegenstück zu diesen Zellen bilden solche im Ei von Triton alp. zur Zeit der Gastrulation<sup>1)</sup>, in denen in einem Falle gar keine Beziehungen der Polstrahlen zur Zellmembran (Fig. 12) vorhanden sind; in anderen steht der eine Pol durch eine Anzahl von Polstrahlen mit der Zellmembran in Verbindung (Fig. 38, Taf. VI). Die entsprechenden Strahlen des anderen Pols endigen frei. In weiteren Fällen lassen sich von beiden Polen Strahlen bis zur Membran verfolgen. Der Abstand der Pole voneinander ist aber, auch hier ganz unabhängig von der Polstrahlung, in allen Fällen bei entsprechenden Stadien (abgesehen von geringfügigen individuellen Verschiedenheiten) der gleiche.

Die Angaben FLEMMING's über die Wirkung der Polstrahlen scheinen mir durch diese Befunde widerlegt zu sein. Ich werfe also von neuem die Frage auf:

Durch welche Kräfte werden die Centrankörperchen voneinander entfernt und im Moment der stärksten Anspannung der Mantelfasern in ihrer Lage gegen die Wirkung derselben fixiert?

## II. Die Bedeutung der Mantelfasern.

Außer den Polstrahlen gehen von den Polen zwei andere Arten von Fasern ab: 1) die Fasern der Centralspindel (Centralfasern), welche kontinuierlich von Pol zu Pol verlaufen und nach vollendeter Spindelentwicklung im Centrum der um sie sternförmig angeordneten Chromosomen liegen (Fig. 29, 32, Taf. V), und 2) die Fasern des Spindelmantels (Mantelfasern), welche, von den Polen kommend, sich an die chromatischen Schleifen anheften und zwar so, daß von einem Pole her an die eine Hälfte der längsgespaltenen Chromosomen Fasern herantreten, von dem anderen Pole an die andere Hälfte.

Diese Verhältnisse zum ersten Male mit Klarheit und Sicher-

---

1) Die Präparate, nach welchen ich die Zeichnungen 4—6, 12, 15, 30, 31, 34, 38 angefertigt habe, verdanke ich meinem Kollegen Herrn Dr. BRAUS. Für die mir dadurch geleistete freundschaftliche Unterstützung sage ich ihm auch hier meinen besten Dank.

heit aufgefaßt und ihre Entwicklung an einer Zellart gründlich studiert zu haben, ist das große Verdienst F. HERMANN's.

HERMANN hat auch schon auf die optische Verschiedenheit beider Faserarten aufmerksam gemacht<sup>1)</sup>, enthält sich aber einer präzisen Angabe über den Charakter derselben. Sie ist, wie ich bestätigen kann, an den der heterotypischen Teilungsform folgenden Zellen schwer genauer zu bestimmen.

FLEMMING macht über die von den Polen zu den Schleifenwinkeln ziehenden Fasern folgende Angabe<sup>2)</sup>: „Ich bemerke hier noch, daß ich“ — — „die stärkeren Fasern, die von einem Pol zu einem der nächsten benachbarten Schleifenwinkel ziehen, doppelt finde (Fig. 38) und diese zwei Fasern annähernd parallel; ob dies eine bestimmte Bedeutung hat, weiß ich für jetzt nicht zu sagen — —.“

Etwas vorher ist von der Entwicklung derselben die Rede, es heißt dort: „— — eine immer größere Zahl von ihnen ist in Verbindung mit Chromosomen zu erkennen, und zwar treten die dicksten an die Schleifenwinkel.“ Auch HERMANN hat gefunden, daß von jedem Pol aus viele Fasern (16—20 nach RABL) zu den chromatischen Elementen ziehen<sup>3)</sup>.

Schon BOVERI<sup>4)</sup> giebt über die gleichen Verhältnisse im Ascarisei an, daß „zwischen den axialen kürzesten und peripheren längsten“ — — „sich eine Differenz in der Dicke mit Sicherheit erkennen“ läßt, ferner, daß „in den frühesten Stadien, in denen die Verbindung besteht, die Fibrillen sehr häufig an einen bestimmten Teil der Elemente, nämlich an den mittleren Abschnitt herantreten“<sup>5)</sup>. Die Zahl der von einem Pol zu einem Chromosom ziehenden Fibrillen giebt er auf 23 oder 24 an.

Ueber die feineren Strukturunterschiede zwischen diesen und den Polstrahlen sind auch hier schon VAN BENEDEN und BOVERI sehr genaue Angaben zu verdanken. So berichtet BOVERI: „Die kontrahierten Polfäden sind wie früher körnig, die Spindelfasern von gleicher Länge vollkommen homogen und in ganzer Ausdehnung gleichmäßig dick.“ „Es vollzieht sich also bei der Arbeit, welche die an den Schleifen festgehefteten Fibrillen zu leisten haben, eine Strukturveränderung in ihnen, wodurch dieselben, genau genommen, erst jetzt zu Muskeln werden, während die indifferenten Polradialien auf diesen Namen noch keinen Anspruch erheben

---

1) l. c., S. 581.

2) l. c., S. 744.

3) l. c., S. 575.

4) l. c., S. 779.

5) l. c., S. 781.

können“<sup>1)</sup>). VAN BENEDEN, dessen Untersuchungen durch die vor-  
trefflichen Arbeiten M. HEIDENHAIN's<sup>2)</sup> neuerdings bis ins Einzelne  
eine glänzende Bestätigung erfahren und umfassendere Bedeutung  
erhalten haben, weicht hier von BOVERI nicht unerheblich ab.  
Er bringt gerade die durch das Vorhandensein von Mikrosomen,  
die in regelmäßigen Abständen auf den Radien angeordnet sind,  
hervorgerufene Quergliederung der Fibrillen in Vergleich mit quer-  
gestreiften Muskelfasern. HEIDENHAIN stimmt in seinen Aus-  
führungen ganz mit VAN BENEDEN überein.

Die Berechtigung dieses Vergleiches scheint mir aber deshalb  
nicht groß zu sein, weil gerade an den Fasern, welche ihrer Funk-  
tion nach in erster Linie als kontraktile anzusehen sind, diese  
Erscheinung von vornherein zurücktritt und im ausgebildeten Zu-  
stande, wenn überhaupt, dann nur andeutungsweise noch nach-  
weisbar ist<sup>3)</sup>). Daß auch diese Fasern vor dem ausgebildeten Zu-  
stande in den ersten Stadien der Spindelentwicklung mikro-  
somalen Bau haben, davon kann man sich ohne Mühe überzeugen. Ich  
kann mich aber nicht dazu verstehen, das Verschwinden derselben  
nur auf die mit der Konstruktion der Radien im allgemeinen ver-  
bundenen Verschmelzungen von Mikrosomen zu beziehen, sondern  
glaube, daß hierin ein schon früh hervortretendes Zeichen höherer  
Differenzierung zu erblicken ist, das nicht allein kontraktilen, sondern  
auch anderen Funktionen dienenden, vor den ursprünglich nach  
allen Seiten hin gleichmäßig mikrosomal gebauten Radien durch  
eine höhere Entwicklung ausgezeichneten Fibrillen zukommt.  
Die Quergliederung der Fibrillen ist hier nicht als ein Zeichen  
von höherer Differenzierung, wie bei den Muskeln, sondern um-  
gekehrt als ein ursprünglicherer Zustand anzusehen und läßt des-  
halb nicht von vornherein auf Kontraktilität schließen. Damit be-  
finde ich mich mit den Ausführungen BOVERI's in Übereinstimmung.  
Diese Strukturen zum ersten Male an Zellen des Salamanders  
dargestellt und genau beschrieben zu haben, ist, wie schon er-  
wähnt, das Verdienst M. HEIDENHAIN's. Seine Beschreibung gilt  
im allgemeinen auch für die von mir untersuchten Zellen. Nur  
in Bezug auf die Fasern des Spindelmantels habe ich einige Zu-  
sätze zu machen.

Es treten mit jedem Chromosom von den beiden Polen aus  
eine größere Zahl von mikrosomal gebauten Fibrillen in Verbindung

---

1) l. c., S. 784.

2) Kern und Protoplasma, S. 151, 152.

3) Vergl. M. HEIDENHAIN, l. c., S. 146.

(Fig. 12—23, Taf. IV. u. V.), an denen sich auch hier bisweilen eine oder mehrere konzentrische Mikrosomenreihen erkennen lassen. Der Versuch einer Zählung führte zu so unsicheren Resultaten, daß ich alle Angaben darüber unterlasse und nur bemerke, daß ich im allgemeinen den Eindruck gewonnen habe, daß die Zahl in weiten Grenzen variabel ist. Schon wenn die Entfernung der Centrosomen voneinander weniger als die Hälfte der Spindellänge im Monasterstadium erreicht hat, erkennt man unter ihnen für jedes Chromosom von beiden Polen oder erst von einem kommend 2 dickere, nur wenig divergente Fasern, welche sich am Schleifenwinkel anheften. Auch FLEMMING (v. o.) hat diese gesehen.

Die Fasern des einen Poles heften sich nur an die eine, die des anderen nur an die andere Hälfte der durch Spaltung halbierten Chromosomen.

Die beiden stärkeren nahezu parallelen Fasern verschmelzen nach den Polen hin zu einem Band. An ihnen ließ sich keine Spur von Quergliederung erkennen. Auf Querschnitten (Fig. 20, 27) erkennt man besonders deutlich, daß sie auch nach den Chromosomen zu durch eine weniger färbbare, feine Membran zu einem Band vereinigt sind. Die Breite dieses Bandes ist bei allen Chromosomen einer Zelle die gleiche und wechselt mit der Größe der Zellen. Ob die Entwicklung durch Vereinigung von mehr als 2 Fibrillen zustande kommt, darüber habe ich nichts feststellen können. Die übrigen die Pole mit den Chromosomen verbindenden, in ihrer Ausbildung sehr variablen Fibrillen behalten ihren mikrosomalen Bau bei. Sie verfallen einer regressiven Metamorphose und sind häufig schon im Monasterstadium nicht mehr nachzuweisen. Sind sie aber dann noch vorhanden, so zeigen sie meist unregelmäßige Biegungen und ungleichmäßige Körnelung. Ich kann diese Bildungen nur (Fig. 35, Taf. VI.) als Rudimente von Fasern auffassen, welche früher, alle untereinander gleichmäßig ausgebildet, in größerer Zahl die Pole mit der ganzen Länge der Chromosomen verbanden, ein primitiveres Verhalten, das bei *Ascaris megaloccephala* in der Eizelle bestehen geblieben ist.

Ursachen, deren Aufklärung weiteren Untersuchungen vorbehalten bleibt, haben bei den Zellen des Salamanders (und wahrscheinlich auch bei den meisten Zellen anderer Tiere) unter diesen ursprünglich einander ganz gleichen kontraktile Verbindungsfasern, welche vom Pol kommend sich an den Chromosomen befestigen, zu einer höheren Ausbildung der am Schleifenwinkel ansetzenden Fasern geführt. Ich halte es für wahrscheinlich,

daß sich noch mehr Übergänge zwischen diesen beiden Extremen oder andersartige Differenzierungen finden lassen werden. Wie auch im Zellstaat der Metazoen rudimentäre Organe dem biogenetischen Grundgesetz gemäß, trotz ihrer Bedeutungslosigkeit für den ausgebildeten Organismus, vererbt und in der Ontogenie immer wieder angelegt werden, später aber einer regressiven Metamorphose verfallen, so verhält es sich auch hier mit den Verbindungsfasern zwischen Polen und Chromosomen, den Organen der Zelle.

Das Ei von *Ascaris megalocephala* zeigt im Bau der ausgebildeten Spindel zwei, vielleicht in ursächlichem Zusammenhang stehende wesentliche Unterschiede von den Zellen des Salamanders:

1) Es fehlt eine Centralspindel; daraus ergeben sich die Verschiedenheiten in der Lagerung der chromatischen Schleifen im Monasterstadium. In den Zellen des Salamanders sind dieselben sternförmig um einen von Chromatinschleifen meist freien Raum, der von der Centralspindel eingenommen wird, angeordnet, der Schleifenwinkel ist nach der Mitte zu gerichtet, die Schenkel divergent nach außen (Fig. 29, Taf. V, Schema Fig. 65, Taf. VIII). Im Ascarisei fehlt dieser freie Raum in der Mitte; die chromatischen Schleifen liegen, wie sie nebeneinander Platz gefunden haben, bald mit dem Schleifenwinkel nach innen, bald nach außen in der Äquatorialplatte vereinigt (Schema Fig. 66, Taf. VIII)<sup>1)</sup>.

2) Die Anheftung kontraktile Fibrillen findet im Ascarisei an der ganzen Länge der Chromatinschleifen statt, diese Fibrillen haben bei gleicher Länge gleiche Spannung (Stärke, Kontraktionszustand)<sup>2)</sup>. Daraus folgt, daß sich nach erfolgter Trennung der gespaltenen chromatischen Elemente die peripheren so lange mehr verkürzen als die centralen, bis sie dieselbe Länge haben wie diese (BOVERI's Fig. 79, seine Schemata Fig. 64 a u. b, meine Schemata Fig. 60, 61). Wenn also keine störenden Momente (Zusammenhaften der verdickten Schleifenenden) hinzutreten, werden sich alle Punkte einer Schleife nach erfolgter Metakinese gleich weit von dem Polkörperchen befinden, d. h. die Tochterschleifen liegen ihrer größten Ausdehnung nach in einer Kugel- fläche, deren Mittelpunkt das Centrosom ist, deren Radius gleich der Länge der bis zum Maximum kontrahierten (nun gleich langen) Fibrillen ist<sup>3)</sup>.

1) Vergl. auch BOVERI's Ausführungen, l. c., S. 693.

2) BOVERI, l. c., S. 786.

3) Vergl. BOVERI, l. c., S. 795.



In den Zellen des Salamanders heften sich nicht an die ganze Länge der chromatischen Schleifen Fibrillen an, welche bei gleicher Länge gleiche Spannung haben, sondern es werden vorwiegend die den Schleifenwinkeln nahen Teile besetzt. Unter diesen Fibrillen treten 2 zu einem Bande vereinigte Fasern als höher differenzierte, in erster Linie als kontraktile anzusehende Gebilde hervor. Die Folge ist, daß bei der Trennung der gespaltenen Chromosomen zuerst die Schleifenwinkel zu den Polen hingezogen werden und auch zuerst sich ihrem Bestimmungsort nähern. Die Schleifenschenkel der Tochtersegmente liegen daher nie in einer Kugelfläche, sondern sind vor der Anaphase radiär um das Centrosom angeordnet, setzen also die Richtung der sie bewegenden Fasern fort (Fig. 33, 50, Schema Fig. 57).

Diese Beziehungen kommen auch bei jenen kleinen, zuerst von BOVERI am *Ascarisei* genau beschriebenen Abweichungen vom normalen Verlauf zum Ausdruck, wo sich zunächst nur ein Pol mit einem Schleifenpaar verbindet, die Verbindung des anderen Poles verzögert wird. Kontrahieren sich die Verbindungsfasern, so wird die Schleife ohne Widerstand so lange dem einen Pole genähert, bis die Fibrillen ihren maximalen Kontraktionszustand erreicht haben. Im *Ascarisei* sind auch dann alle Teile einer Schleife vom Pol gleichweit entfernt. In den Zellen des Salamanders ist (wie im *Dyasterstadium*) nur der Schleifenwinkel mit dem Pole durch die maximal kontrahierte Mantelfaser nahe verbunden, die Schleifenschenkel sind der Kontraktion derselben nur so weit gefolgt, als ihre Kontinuität mit dem Schleifenwinkel notwendig macht, sie liegen in der Richtung der kontrahierten Mantelfasern, sind also radiär gestellt (Fig. 36, Taf. VI; vergl. auch FLEMMING l. c. S. 740, 741, Fig. 19, 37, 38, 44, 45).

Daß sich auch im Verlauf der Stadien vom lockeren Knäuel bis zur Anordnung der Schleifen im Monaster gewisse Abweichungen aus den geschilderten Verschiedenheiten ergeben müssen, leuchtet ein. Ich glaube aber keinem mit der Sache einigermaßen Vertrauten nach den mit so vielem Scharfsinn bis in alle Einzelheiten ausgedachten Erörterungen BOVERI's etwas Neues sagen zu können, wenn ich hierauf genauer eingehe, zumal da sich über die durch das Vorhandensein der Centralspindel bedingten Folgerungen für die Bewegung der anfangs an ihrer einen Seite gelegenen chromatischen Schleifen genaue Angaben bei HERMANN finden. Zudem wird sich im nächsten Abschnitt Gelegenheit bieten, noch

einmal auf diesen Punkt zurückzukommen und daraus Schlüsse für die Beschaffenheit der Centralspindel zu ziehen.

„Die Bewegung der Elemente ist einzig und allein die Folge der Kontraktion der daran festgehefteten Fibrillen und die schließliche Anordnung derselben zur Äquatorialplatte das Resultat der vermittelt dieser Fädchen ausgeübten gleichartigen Wirkung der beiden Archoplasmakugeln“<sup>1)</sup>.

### III. Die Bedeutung der Centralspindel.

Die im I. Abschnitt angestellten Erwägungen hatten zu dem Schlusse geführt, daß in den Zellen des Salamanders nicht die Polstrahlen, sondern nur zwischen den beiden Centralkörperchen wirksame Stützen die Entfernung derselben voneinander bedingen könnten. Da auch die kontraktile Mantelfasern hierfür nicht in Betracht kommen, so ist damit per exclusionem schon auf die Centralspindel hingewiesen.

Ich werde nun die an der Centralspindel selbst erkennbaren Zeichen zusammenstellen, welche direkt auf diese ihre Bedeutung schließen lassen.

Bei weitem am ausgeprägtesten sind dieselben in den zum Monasterstadium nach vor- und rückwärts in direktester Beziehung stehenden Phasen.

Vergleicht man den Abstand der beiden Centrosomen kurz vor der Bildung der Äquatorialplatte mit dem des entwickelten Monasterstadiums, so erkennt man, daß hier nur sehr geringe Unterschiede sind<sup>2)</sup>.

Dagegen bemerkt man eine erhebliche Differenz in der Gestalt der Centralspindel. Während sie in den ersteren Stadien eine schlanke Form hat (von dem durchschnittlichen Verhältnis von Länge zur Breite wie 3 : 1) und die Fasern alle dementsprechend in gleichen Abständen glatt von Pol zu Pol verlaufen, hat sie in dem der Äquatorialplatte an Breite beträchtlich zugenommen (durchschnittliches Verhältnis von Länge zur Breite wie 3 : 2) (Fig. 18, 28, 32, 35, Taf. V u. VI). Die Biegung der Fasern ist (vorwiegend in der Äquatorialgegend) erheblicher geworden. In

1) BOVERI, l. c., p. 784.

2) Es ist natürlich notwendig, Zellen von möglichst gleicher Größe und gleicher sonstiger Beschaffenheit zu wählen und nur solche, bei denen die beiden Pole genau in einer Ebene liegen.

der Mitte der Centralspindel findet man nicht selten Fasern, welche einen unregelmäßig bald nach der einen Seite, bald nach der anderen gebogenen Verlauf nehmen (Fig. 35, Taf. VI; vergl. auch FLEMING, l. c., Fig. 18).

Trotz des weiter fortgeschrittenen Längenwachstums der Fasern ist also keine weitere Entfernung der Pole voneinander erfolgt, und daraus ergibt sich mit Notwendigkeit, daß sie sich biegen mußten.

Aber auch ein Bündel von gleichlangen Fäden ohne jede Biegungsfestigkeit würde, wenn die beiden Pole desselben einander genähert würden, diese Krümmung zeigen. Daraus folgt jedoch noch nicht, daß auf die beiden Pole von ihnen ein divergenter Druck ausgeübt wird.

Daß aber diesen Fasern der Centralspindel in der That Biegungsfestigkeit zukommt, dafür scheint mir folgendes zu sprechen.

Kurz vor der Bildung der regelmäßigen Sternfigur, wenn die Schleifen ihre Wanderung von ihrem ursprünglichen Platze neben der Centralspindel noch nicht vollendet haben, sondern zum größeren Teil an der einen Seite dichter zusammengedrängt, aber schon der Äquatorialebene genähert liegen, findet man auf einem Querschnitt den Bezirk der Centralspindel annähernd rund und scharf begrenzt. Die Querschnitte der Fibrillen sind in ihm überall ziemlich gleichmäßig verteilt. Höchstens kann man erkennen, daß dieselben, zu kleineren Untergruppen vereinigt, hier und da etwas dichter nebeneinander stehen (Fig. 26 u. 27, Taf. V).

Jedes einzelne Chromosom wird um diese Zeit, der Kontraktion der sich von beiden Seiten an dasselbe festheftenden Mantelfasern folgend, sich möglichst der Spindelachse zu nähern suchen; erst dann, wenn die von beiden Polen kommenden Fibrillen gleich lang sind und eine mit dieser Achse zusammenfallende gerade Linie bilden, würden sich die wirksamen Kräfte das Gleichgewicht halten und Ruhe eintreten. Dies Verhalten kommt aber deshalb nicht zustande, weil die Chromosomen auf dem Wege nach der Spindelachse zu auf die Fasern der Centralspindel treffen und nun naturgemäß auf dieselben einen zur Spindelachse senkrechten Druck ausüben müssen. Da nun dieser Druck eine Zeitlang vorwiegend von einer Seite erfolgt, so müßten die Centralspindelfasern von dieser Seite her zusammengedrückt werden und nach der entgegengesetzten Seite hin, an der noch keine oder doch nur wenige Chromosomen liegen, ausweichen, also nach dorthin gebogen werden, wenn sie in sich nicht die Kraft besäßen, diesem Drucke Widerstand zu leisten, wenn ihre Biegungsfestigkeit nicht größer

wäre, als der auf dieselben ausgeübte Druck. Ein Chromosom hat also hier in den Zellen des Salamanders schon dann eine vorläufige Ruhelage erreicht, wenn es in der Äquatorialebene sich möglichst der Centralspindel genähert hat und dem durch dasselbe nach der Spindelachse zu ausgeübten Druck durch die Festigkeit der Centralspindel das Gleichgewicht gehalten wird. Treffen mehrere Chromosomen an derselben Stelle zusammen, so werden sie aufeinander so lange einen Druck ausüben und demselben seitlich ausweichen, bis jedes eine freie Stelle an der Centralspindel gefunden hat.

Dies wird sich so oft wiederholen müssen, bis alle Chromosomen sternförmig in der Äquatorialplatte um die Centralspindel angeordnet sind. Dann sind alle Mantelfasern gleich lang und haben gleiche Spannung. Die Verbindungslinie der beiden Centrosomen schneidet die Äquatorialplatte in ihrem Mittelpunkt. Alle Chromosomen haben dann ihre vorläufige Ruhelage erreicht.

Verlängern sich nun die Fasern der Centralspindel weiter, so muß die Spannung der Mantelfasern zunehmen, und wenn sie nicht nachgeben, eine Biegung der Fasern der Centralspindel erfolgen und damit die Spannung bis zu einem gewissen Gipfelpunkt anwachsen. Dieser ist erreicht, wenn sie größer ist als die Kohäsionskraft der gespaltenen Chromosomen. Die Verbindungsbrücke (*lamme intermédiaire*) wird dann gedehnt und zerreißt schließlich, und damit ist der Ausgleichung der angesammelten Kraft freies Spiel gelassen. Die Energie der Lage wird in Energie der Bewegung umgewandelt.

Die in Spannung gehaltenen Mantelfasern kontrahieren sich, die durch die Fixierung der Pole bedingte Biegung der Centralspindelfasern gleicht sich aus.

Auf das lang dauernde Ruhestadium des Monasters folgt die schnell vorübergehende Trennung der Chromosomen und Wanderung derselben zu den Polen.

Was bei diesem Vorgange ganz besonderes Interesse erregt, das ist das Verhalten der Centralspindel.

Wie schon oben erwähnt, sind vor der Beendigung der Monasterbildung die Querschnitte der Centralspindelfasern auf einem nicht ganz regelmäßig runden Bezirk gleichmäßig verteilt. Untersucht man einen Monaster, der der Höhe der Spannung nahe steht (Fig. 29, Taf. V), so findet man, daß der ganze, durch die Centrafaserquerschnitte eingenommene Raum nach allen Seiten hin verbreitert ist, wie das der auf Längsschnitten festzustellenden stärkeren Biegung der Fasern und der Änderung des Verhält-

nisses von Länge und Breite entspricht. Der von den Chromosomen nach der Spindelachse zu ausgeübte Druck ist aber zu erheblich gewesen, als daß die rundliche Gestalt der Centralspindel hätte bestehen bleiben können. Ihre Fasern sind zum Teil zwischen den Chromosomen und Mantelfasern hervorgetreten, und dadurch ist die unregelmäßig gezackte Form des Centralspindelquerschnitts zu erklären. Ja, es kommt sogar vor, daß einige Schleifen ganz tief in die Centralspindel eingebettet werden und dann die Mantelfasern einen sehr stumpfen Winkel miteinander bilden <sup>1)</sup>).

Zugleich bemerkt man, daß im Centrum der Spindel, dort, wo auf dem Längsschnitt vorwiegend geschlängelte und unregelmäßig gekrümmte Fasern zu finden sind, im Querschnitt die Fasern entfernter voneinander stehen, während an der Peripherie eine beträchtliche Ansammlung stattgefunden hat.

Diese Erscheinung ist nur dann verständlich, wenn man entweder annimmt, daß in dem die Centralspindel zusammensetzenden Bündel alle Fasern im Verlauf dieses Stadiums sich gleichmäßig verlängert haben, während den Polen ein Ausweichen durch die Spannung der Mantelfasern nicht möglich war, oder daß dem Augenblick der höchsten Spannung ein Stadium vorausgegangen ist, in dem die Pole voneinander weiter entfernt waren, als in diesem Moment, daß also durch eine Annäherung der Pole unter den Fasern ein Verhalten hervorgerufen ist, wie es ein von beiden Seiten zusammengedrücktes Bündel elastischer Stäbe zeigen würde. Diese letztere Annahme hatte deshalb etwas Verlockendes, weil im Ei von *Ascaris* nach BOVERI's Angaben sich eine ganz ähnliche Erscheinung abspielt. Auch hier erhalten in diesem Moment die sich kontrahierenden Fibrillen der cônes principaux das Übergewicht über die den Pol fixierenden Kräfte der cônes antipodes, die Fasern derselben werden gedehnt, und dadurch wird vorübergehend eine Annäherung der Pole bewirkt, die erst nach der erfolgten Trennung der chromatischen Segmente schnell in das Gegenteil umschlägt (Schemata Fig. 68—61, Taf. VIII).

Vergleicht man nun z. B. die Länge der Spindel in Fig. 18 mit der der Fig. 28, so ist auch hier leicht festzustellen, daß die Spindel in Fig. 18 um etwa 5 mm länger ist, als die von Fig. 28 in einem ausgebildeten Monasterstadium. Indessen die

---

1) In viel höherem Maße noch findet sich dies bisweilen im Ei von Triton. Auch ist die Anordnung der Chromosomen hier keine so regelmäßig sternförmige, sondern erinnert mehr an diejenige im *Ascarisei*.

Untersuchung vieler nebeneinander gelegener Zellen hat gezeigt, daß die individuellen Verschiedenheiten in der Größe der Spindel so erhebliche sind, daß selbst ausgedehnte Messungen zu keinem sicheren Resultate führten; ich habe keine von beiden Möglichkeiten ausschließen können, und glaube annehmen zu dürfen, daß je nach den Verhältnissen bald das eine, bald das andere stattfinden kann.

Ist dann die Trennung aller Chromosomen in die Tochtersegmente erfolgt, dann verschwindet dieses Bild der Spannung sehr schnell. Die Centralspindel nimmt wieder ihre frühere Gestalt (mit einem durchschnittlichen Verhältnis von Länge zur Breite wie 3 : 1) an (Fig. 33, Taf. VI, Fig. 50, Taf. VII), und auf dem Querschnitt findet man dann auch nichts mehr von der vorher beschriebenen Ungleichmäßigkeit in der Verteilung der Fasern. Sie sind wieder auf der ganzen Schnittfläche ungefähr gleichweit voneinander entfernt (Fig. 49, Taf. VII) und nicht an der Peripherie zusammengedrängt. Die Centralspindelfasern haben also auch die Fähigkeit, durch polaren Druck hervorgerufene Biegungen nach Aufhören desselben wieder auszugleichen. Sie besitzen Biegungselastizität. Die Entfernung der Pole voneinander ist aber dann beträchtlich größer als zur Zeit der gestreckten Gestalt vor dem Monasterstadium. Alle Fasern haben sich ja durch Wachstum verlängert.

Die Abstandszunahme der Chromosomen erfolgt hier aber nicht vorwiegend durch die Wanderung der Pole, von denen sie einfach durch die an sie festgehefteten Fibrillen nachgezogen werden (v. o.) wie im *Ascarisei*, sondern die Mantelfasern verkürzen sich um mehr als die Hälfte ihrer Länge im Monasterstadium.

Der Effekt ihrer Kontraktion summiert sich zu dem durch das Wachstum der Centralspindelfasern bewirkten Auseinanderücken der Pole.

Es sind also in erster Linie die im Verlauf der Monasterentwicklung und von da bis zum Dyasterstadium sich vollziehenden Gestaltveränderungen der Centralspindel, welche auf ihre Bedeutung als Stützorgan schließen lassen. Nicht minder interessant sind von diesem Gesichtspunkt aus ihre früheren Entwicklungsstadien vor Ausbildung des Monasters von ihrem ersten Entstehen an.

Die von HERMANN gegebene Darstellung hat nur für die späteren, der heterotypischen Kernteilungsform zugehörigen Generationen der Genitalzellen Giltigkeit. Die von mir vorwiegend untersuchten Zwischenstufen zwischen Spermatogonien und Sper-

matocyten und die frühesten Generationen der Spermatocyten, welche Cysten angehören, deren Wand nicht mehr als 3 dem Geschlechtszyclus angehörige Zellenlagen übereinander enthält, weichen in ihrer Entwicklung von dem von HERMANN dargestellten Verlauf sehr erheblich ab.

Nach HERMANN's Angaben bleibt von der Teilung des Centrosoms eine Verbindung zwischen beiden Tochter-Centrosomen, eine Centrodosome (HEIDENHAIN)<sup>1)</sup>, bestehen, welche die Anlage der Centralspindel repräsentiert (HERMANN, l. c., Fig. 2). Dieselbe vergrößert sich, während die Kernmembran aufgelöst wird und die von einem hellen Hof umgebenen Chromosomen ganz an die eine Seite der Zelle gedrängt werden. Erst wenn sie eine gewisse Größe erreicht hat (l. c., Fig. 6), bemerkt man eine von beiden Polen der zur Centralspindelanlage gewordenen Centrodosome nach den Chromosomen gerichtete Strahlung (Fig. 48, Taf. VIII).

Ganz anders die von mir untersuchten Zellen. Sie haben während der Ruhe 2 Centrosomen, welche in eine durch eine Archoplasmamembran umschlossene Sphäre vereinigt liegen, aber keine Centrodosome zeigen (Fig. 1—3, Taf. IV, Fig. 42, Taf. VII). In seltenen Fällen findet man, daß zwei völlig getrennte Sphären, jede mit einem Centrosom und von einer Sphärenhülle (Mikrosomen-Stratum VAN BENEDEN?) umschlossen, vorhanden sind (Fig. 43, Taf. VII). Genauere Angaben über die feinere Struktur des ruhenden Protoplasmas will ich auf ein späteres Kapitel verschieben.

Während der Prophasen nun rücken die beiden Centrosomen auseinander und man bemerkt um jedes schon innerhalb der Sphärenhülle eine feine Strahlung. Wenn der Kern sich im Stadium des lockeren Knäuels befindet, erkennt man an ihm das Polfeld, an dem alle 12 Schleifenwinkel vereinigt sind. Auffallend ist, daß dasselbe zur Lage der Centrosomen keine konstanten Beziehungen hat. Bald liegt es bis zu 90° gegen die Stelle des Kerns, wo sich die Centrosomen befinden, verschoben (Fig. 8, 9, Taf. IV), bald sind die seit RABL's Untersuchungen als Regel angenommenen Beziehungen vorhanden. Die beiden Centrosomen liegen dem Polfeld an.

Um diese Zeit haben sich auch in der Umgebung der Centrosomen interessante Veränderungen vollzogen. Die Sphärenhülle

---

1) Neue Untersuchungen über den Centrankörper etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, 1891, S. 463.

ist gesprengt und liegt in unregelmäßigen Fetzen den nun von einer sehr deutlichen Strahlung umgebenen und weiter auseinandergerückten Centrosomen an. Im weiteren Verlauf verfallen diese Reste der Sphärenhülle weiter und sind bald nicht mehr nachzuweisen (Fig. 7—11, Taf. IV, Fig. 45, Taf. VII).

Die von einer nach allen Seiten ziemlich gleichmäßig entwickelten Strahlung umgebenen Centrosomen liegen nun schon in einer erheblichen Entfernung voneinander, aber noch immer ist keine Spur einer Centralspindelanlage zu erkennen, wie sie bei den späteren Generationen der Geschlechtszellen, die von HERMANN untersucht wurden, auftritt (Fig. 47, 48, Taf. VII). Nicht eine einzige Faser ist vorhanden, die von Pol zu Pol kontinuierlich zu verfolgen wäre.

Bald beginnt auch da, wo die Centrosomen der Kernmembran am nächsten liegen, die Auflösung derselben, und man sieht unter den Strahlen einige stärker hervortreten, die schon jetzt in Zusammenhang mit den nächstgelegenen Chromosomen treten (Fig. 45). Zugleich gelingt es nun zum ersten Male, in diesen Stadien (Fig. 10, Taf. IV, Fig. 45, Taf. VII), hier und da einmal eine Faser von Pol zu Pol zu verfolgen. Ihr Verlauf ist aber nicht gestreckt, sondern nach der Kernseite hin stark gebogen, er folgt der Richtung, in der die Centrosomen ausweichen würden, wenn sie dem Zug der an die Chromosomen festgehefteten Fasern nachgäben. Diese Fasern sind also von allen Stützen zwischen beiden Polen die wirksamsten. Jede derselben kann nur dadurch entstanden sein, daß zwei ursprünglich getrennte, je einem Pole angehörige Fasern, die sich in der vorher genauer gekennzeichneten Richtung stärker ausgebildet hatten, im Winkel aufeinander getroffen sind und sich verbunden haben. Auch in diesem Verhalten giebt sich vom ersten Anbeginn die Funktion der Centralspindel als Stützorgan zu erkennen. (Vgl. auch FLEMMING, Fig. 27—29, l. c., Taf. XXXIX.)

Daß eine solche Stützung der Pole aber schon in diesen Stadien notwendig angenommen werden muß, erhellt aus der Tatsache, daß sich auch jetzt schon Zeichen finden, daß von den vom Pol zu den Chromosomen ziehenden Fasern, den späteren Mantelfasern der entwickelten Spindel, Zugwirkungen ausgeübt werden. Denn in den folgenden Stadien findet sich nichts mehr von der regelmäßigen Anordnung der Schleifen zum Polfeld. Zuerst zeigen die der Spindelanlage benachbarten Schleifen Bewegungseffekte,



dann auch die entfernten. Das Resultat derselben ist, daß alle Schleifenwinkel der Centralspindel zugekehrt werden (Schema Fig. 53, 54, 55, Taf. VIII, Fig. 11—25, Taf. IV u. V, Fig. 45, Taf. VII).

Man könnte darin einen Widerspruch finden, daß trotz dieser eben von mir schon für diese Zeit angenommenen Zugwirkung der Mantelfasern im allgemeinen eine gleichmäßige Verlängerung derselben in den folgenden Stadien festzustellen ist; also können sie sich nicht kontrahiert haben. Allein dieser Widerspruch ist nur ein scheinbarer, denn eine Kontraktion braucht gar nicht stattzufinden, sondern es muß nur die durch Wachstum bedingte Verlängerung der Mantelfasern nicht gleichen Schritt halten mit der der Centralspindelfasern, um eine Zugwirkung auch ohne Kontraktion zustande kommen zu lassen. Für einen Teil der Bewegungen hat diese Überlegung wohl sicherlich Giltigkeit. Bei einem Teil der Fasern, welche zu entfernten Schleifen gehen, findet aber auch eine wirkliche Verkürzung schon im Verlauf dieser Stadien statt. Der Effekt für die Wechselwirkung zwischen Centralspindel und Polen ist in beiden Fällen der gleiche: er muß zu einem von den Polen ausgeübten konvergenten Druck führen, dem aber nicht nur die Festigkeit der Centralspindelfasern das Gleichgewicht hält, sondern der durch ihr Wachstum auch überwunden wird.

Eine weitere Folge dieser mit dem ersten Beginn der Centralspindelentwicklung gleichzeitig eintretenden, durch den Zug der Mantelfasern hervorgerufenen Bewegung der Chromosomen ist, daß die Centralspindel hier von Anfang an zwischen die Chromosomen zu liegen kommt (Fig. 13, Taf. IV), nicht, wie in den von HERMANN untersuchten Zellen, in einiger Entfernung von den beiseite geschobenen chromatischen Schleifen. Eine solche einseitige Anhäufung der Chromosomen habe ich nie bei den von mir vorwiegend untersuchten Zellen gefunden.

Daher gelingt es in diesen Teilen des Hodens auch niemals, Centralspindeln durch einen zu ihrer Achse parallelen und durch die Mantelfaserkegel senkrecht geführten Schnitt von den zugehörigen Chromosomen abzutrennen und zu isolieren, wie das bei den Zellen der heterotypischen Teilungsform so leicht ist<sup>1)</sup>.

Die zwei von dem zugehörigen, in Ruhe oder im Knäuelstadium befindlichen Kern abgeschnittenen Centrosomen bekommt man nicht selten zu Gesicht (Fig. 2, 43), niemals aber findet man

---

1) Vergl. F. HERMANN, l. c., S. 574.

eine Centralspindel, ohne daß neben ihr an beiden oder an einer Seite mehrere Chromosomen mit im Schnitt getroffen sind (Fig. 14—20, Taf. IV u. V). Das ist ja aus den gegebenen Verhältnissen leicht zu verstehen.

Es ist auch unschwer einzusehen, daß die Centralspindel eine ganz verschiedene Gestalt zeigen muß, je nachdem man sie von der freien Seite (von vorn) oder von der, wo die meisten Chromosomen liegen (von hinten), oder in einer dritten zu den beiden ersten Blickrichtungen und zur Spindelachse senkrechten Stellung (von der Seite) betrachtet. Fast reine Seitenansichten geben die Figuren 13, Taf. IV u. Fig. 22, Taf. V. Nur liegen in beiden Fällen die Polkörperchen nicht ganz in einer Ebene. Man erkennt hier sehr deutlich den gekrümmten Verlauf der Centralspindelfasern, welcher der Beanspruchung durch den von den Polen ausgeübten Druck entspricht.

Anders nimmt sich dies von vorn oder von hinten aus. Die Fig. 17—19 und 21 der Taf. V stellen schräg von vorn getroffene Ansichten dar. Die einseitige Biegung tritt nicht so deutlich hervor, man sieht in die Hohlseite hinein. Die Spindel erscheint in ihrer Gesamtheit breiter. Ganz regelmäßig von vorn getroffene Ansichten müßten eine zu beiden Seiten gleiche, zu einer die Pole verbindenden Mittellinie symmetrische Biegung aller Fasern zeigen. Wären bei einer gegebenen Tubuseinstellung die in einer Ebene gelegenen Centrosomen deutlich, so müßte man den Tubus etwas senken, um die Mitte der Fasern zu Gesicht zu bekommen. Fig. 16 zeigt ein solches Bild, nur liegt die Spindelachse nicht ganz parallel zur Schnittfläche, sondern schneidet dieselbe. Das eine Centrosom liegt tiefer, das weiter oben gelegene ist gerade noch vom Messer abgehoben worden, man erblickt an der Stelle die nach dem Pol zu konvergenten Querschnitte der Centralspindel und der sich entwickelnden divergent nach den Chromosomen gerichteten Mantelfasern.

Gerade umgekehrt muß es bei Rückansichten sein. Wären hier bei einer gewissen Tubuseinstellung die genau in einer Ebene gelegenen Centrosomen deutlich, so müßte man den Tubus durch die Mikrometerschraube etwas heben, um die Mitte der Centralspindelfasern deutlich zu sehen. Aus den gleichen Gründen wie vorher, weil nämlich die Pole nicht ganz in einer Ebene liegen, sondern die Verbindungslinie derselben die Schnittfläche schneidet, stellt sich dies Verhältnis in Fig. 20 etwas anders dar. Bei hoher Tubuseinstellung sieht man ein Centrosom und die parallel zur

Schnittebene von ihr abgehenden Fasern der Centralspindel. Senkt man nun den Tubus, so verschwinden diese und man kann die schräg im optischen Querschnitt getroffenen, nach dem anderen Pole konvergent absteigenden Fasern verfolgen, bis das Centrosom selbst deutlich wird.

Ein Teil der Chromosomen ist vom Schnitt nach oben abgehoben worden, und die zugehörigen schon gebildeten Mantelfasern sind daher durchschnitten worden. Man erkennt hier sehr deutlich das oben genauer dargestellte Verhalten: zwei zu einem Bande vereinigte Faserquerschnitte für jedes Chromosom. Einige der im Schnitt sichtbaren Chromosomen lassen sehr gut die Verbindung mit beiden Polen erkennen; jede Spalthälfte erhält nur von einem Pol Fasern.

Aus alledem ergibt sich, daß die Mitte der Centralspindel im Querschnitt ungefähr die im Schema Fig. 63 dargestellte Anordnung der Fasern zeigen muß. Aber ich habe vergeblich gesucht, ein solches Bild wirklich zu Gesicht zu bekommen, und mußte mich daher damit begnügen, dies Verhalten aus den Längsschnitten abzuleiten.

In dem Maße, wie die Chromosomen um die Spindel herumgezogen werden, ändert sich auch die Gestalt der letzteren. Sie nimmt eine mehr runde und schlankere Form an (Schema Fig. 64, Taf. VIII, u. Fig. 24, 25, Taf. V). Es ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob diese Gestaltänderung mehr auf einer Streckung und Verlagerung der vorher schon vorhandenen Fasern beruht, oder darauf, daß mit der Verschiebung der Chromosomen stets eine der jedesmaligen Belastung der Pole entsprechende Neubildung von stützenden Centralspindelfasern einhergeht.

Die Funktion der Centralspindel ist also auch während dieser frühen Stadien darin zu suchen, daß sie die beiden Pole gegen den Zug der Mantelfasern voneinander abspannt. Als Folge ergibt sich aus ihrem Vorhandensein, daß die Chromosomen nicht, wie bei *Ascaris*, dicht nebeneinander ohne freien Raum in der Mitte zur Äquatorialplatte, nur dem Zuge der Mantelfasern folgend, vereinigt werden, wie sie gerade nebeneinander Platz finden, sondern daß sie sich sternförmig, mit dem Schleifenwinkel der Mitte zugekehrt, um die Centralspindel herumgruppieren müssen.

Die Annahme eines von den Insertionsstellen der Mantelfasern an den Polen ausgeübten richtenden Einflusses auf die Bewegung der Chromosomen ist auch hier nicht notwendig.

#### IV. Die Bedeutung der Polstrahlen.

Auf die Wirkung der Centralspindel ist aber nur ein Teil der Bewegungen der Pole zurückzuführen. Die Thatsache, daß die Centralspindel, während sich die beschriebenen Vorgänge der Wanderung der Chromosomen um sie abspielen, immer mehr und regelmäßig in die Mitte der Zelle zu liegen kommt, hat bis jetzt keine Erklärung gefunden. Hierfür nun ist die Polstrahlung heranzuziehen.

Schon im I. Abschnitt ist zu zeigen versucht worden, daß an nicht einem Polstrahl von dem ersten Beginn bis zur Ausbildung des Monasters eine Kontraktion nachzuweisen ist, daß im Gegenteil alle sich gleichmäßig verlängern und im Monasterstadium ihre größte Länge und ihre stärkste Entwicklung zeigen.

Beim Beginn der Centralspindelbildung lagern die Centrosomen ohne Beziehungen zur Zellmembran in einiger Entfernung von ihr (Fig. 1—3, 7—11, Taf. IV; Fig. 45, Taf. VII). Mit der durch das Wachstum der Centralspindel bedingten Entfernung der Pole voneinander, die mit der Ausbildung der Polstrahlung einhergeht, werden die Pole so lange der Zellmembran genähert, bis ihre Strahlen auf dieselbe treffen; und von nun an muß notwendigerweise von denselben ein ihrer Festigkeit entsprechender Druck auf dieselbe ausgeübt werden. Dies ist wenigstens das gewöhnliche Verhalten (Fig. 14, Taf. IV, u. folgende Taf. V). Daraus folgt, daß sie entweder die Zellmembran ausbuchten oder sich auseinanderspreizen müssen, wenn sie sich nicht biegen; oder endlich die Pole müssen ausweichen, und zwar in der Richtung der Diagonale des Parallelogramms der auf sie wirksamen Kräfte, der sich verlängern den Centralspindel von der einen und der Polstrahlen von der anderen Seite (Fig. 53, Taf. VIII). Dies findet auch in der Mehrzahl der Fälle statt.

Ein Ausweichen der Pole kann aber nur so lange stattfinden, bis in der Richtung des Ausweichens sich ihnen eine dem Drucke der zwischen Membran und Centrum wirkenden Polstrahlen gleiche Kraft entgegenstellt, bis also nach der Seite hin, nach welcher die Pole wandern, auch die Polstrahlen die Membran treffen und nun von allen Seiten her auf die Pole gleiche Kräfte wirksam sind. Dann liegt die Spindelachse in einer durch die Mitte der Zelle gehenden Linie.

Alle von den Polen senkrecht zur Spindelachse abgehenden Strahlen sind gleich lang <sup>1)</sup> und in gleicher Spannung, und nun muß zunächst eine weitere Bewegung aufhören, bis die von den Polen aus durch die Polstrahlen wirksamen Kräfte über die Festigkeit der Zellmembran das Übergewicht erhalten und dieselbe demgemäß dehnen.

Denn wenn man annimmt, daß alle Polstrahlen unter sich gleichwertig sind, und also bei gleicher Länge gleichen Druck ausüben, so ist ersichtlich, daß nach den Schnittpunkten von Spindelachse und Zellmembran hin zunehmend ein Druck nach außen wirksam sein muß, da hier die Strahlen daran verhindert sind, die gleiche Länge anzunehmen, wie die senkrecht zur Spindelachse abgehenden (Schema Fig. 56, Taf. V), was ihnen doch ihrer inneren Veranlagung nach zukäme. Wird dieser Druck größer als die Widerstandskraft der Zellmembran, dann muß dieselbe in der Richtung der Spindelachse gedehnt werden, die Zelle streckt sich in die Länge (Fig. 50, Taf. VII, Fig. 57, Taf. VIII). Für diese Deutung ließen sich eine große Zahl von Belegen aufführen, und ich werde wiederholt in einem späteren Abschnitt hierauf zurückkommen.

Anfangs glaubte ich mit Bestimmtheit, dies als die einzige Ursache der Gestaltveränderung der Zelle annehmen zu dürfen.

In einer Beziehung aber trägt diese Ableitung nicht ganz den wirklich vorhandenen Verhältnissen Rechnung.

Wie schon oben erwähnt, findet man meist die senkrecht zur Spindelachse abgehenden Strahlen stärker ausgebildet und dicker als die anderen, obgleich diese kürzer sind (Fig. 28, 32, 35, Taf. V u. VI). Zugleich verlieren sie den bei den übrigen sehr deutlichen mikrosomalen Bau und werden homogen. Dieser Umstand weist darauf hin, daß ihnen eine höhere Bedeutung zukommt als den anderen. Ja, in vielen Fällen findet man gerade die Strahlen, denen eine Druckwirkung behufs Verlängerung der Zelle in erster Linie zukäme, ganz auffallend schwach und unscheinbar (z. B. Fig. 32). Dies erregt berechtigten Zweifel gegen die eben ihnen zugesprochene Bedeutung, wenigstens gegen die Verallgemeinerung derselben.

Nun kann ja die stärkere Ausbildung der senkrecht zur

---

1) Von den durch die Unregelmäßigkeit der Zellmembran bedingten Abweichungen abgesehen.

Spindelachse abgehenden Strahlen nur darin ihren Grund haben, daß sie für die Fixierung der Centralspindel in der Mitte der Zelle unzweifelhaft die wichtigsten sind. Die Thatsache aber, daß man aus ihrem gestreckten Verlauf und ihrem straffen Aussehen darauf schließen kann, daß sie sich in einem Zustande starker Spannung befinden, legt auch die Vermutung nahe, daß ihre während der Monasterbildung sich vollziehende Differenzierung einem neuen Zweck dient.

Es ist klar, daß durch ihre Kontraktion eine Gestaltveränderung der Zelle herbeigeführt werden müßte, welche wesentlich in einer Dehnung in der Richtung der Zellachse bestände. Indessen, es ist mir nicht möglich, für diese Vermutung Beweismaterial zu liefern, und ich muß die Frage bis zu einem gewissen Grade offen lassen, welcher Faktor im einen oder im anderen Falle der ausschlaggebende für die meist im Laufe der Monasterbildung beginnende Dehnung der Zelle in der Richtung der Spindelachse ist, ob die Kontraktion der zur Spindelachse senkrecht abgehenden Fasern der Polstrahlung oder die Expansion der übrigen, oder je nach den gegebenen Verhältnissen beides.

Von dem ersten Entstehen der Spindel an bis zum Monasterstadium findet unter den Polstrahlen jedenfalls eine Kontraktion nicht statt, und ihre Bedeutung beruht hier einzig und allein darin, die Pole durch ihr Wachstum gegen die Zellmembran zu verschieben; auch ihre Fasern haben also stützende Funktion.

Ähnlich verhalten sich hierin die Eier von *Triton alpestris*.

Beginnt die Karyokinese, so vergrößert sich der von Dotterkrystalloiden freie, mit von Strahlen durchzogenem Protoplasma erfüllte Raum um die Centrosomen in demselben Maße, wie die Polstrahlung sich ausbildet.

Die Dotterkrystalloide werden alle subradiär und zwar mit ihrem längsten Durchmesser in die Richtung der Radien gestellt und peripheriewärts auseinandergeschoben. Irgend welche Wirkungen auf die Zellmembran sind hier meist deshalb nicht möglich und auch nicht notwendig, weil die Polstrahlen weit von der Kernmembran entfernt endigen (Fig. 38, Fig. 12). Also auch hier beruht die Bedeutung der Polstrahlen nicht in einer Kontraktilität ihrer Fasern, sondern in der Fähigkeit, die Dotterkrystalloide fortzuschieben und so den Raum für Metakinese und Anaphase frei zu machen.

## V. Die Kernhöhle.

Im Monasterstadium liegen die Chromosomen nur an den Mantelfasern suspendiert und in ihren Bewegungen nur von ihnen abhängig in einem von körnigem Protoplasma freien, nur von Zellsaft erfüllten Raum (Fig. 28, 32, 35).

Meines Wissens zum ersten Male ist dies Verhalten von FR. REINKE richtig abgebildet worden<sup>1)</sup>. Diese unregelmäßig cylindrische, vielfach gebuchtete Höhle wird in ihrer Mitte durch die Spindel durchsetzt, deren Achse mit der des Cylinders zusammenfällt. Nur durch die Pole und durch die von denselben ausgehenden Polstrahlen steht sie mit dem übrigen Protoplasma der Zelle und mit der Zellmembran in Verbindung. Die Spindel mit den Chromosomen liegt in dieser Höhle völlig frei wie das Schaufelrad in der Kapsel eines Ventilators, nur an den Polen, allerdings hier nicht drehbar, durch die Achsenlager fixiert.

Dies garantiert eine freie Beweglichkeit der Chromosomen und ist für das Zustandekommen einer regelmäßigen Sternfigur Voraussetzung. Auf einem durch die Mitte der Zelle senkrecht zur Spindelachse gelegten Schnitt erkennt man ebenfalls dies Verhalten sehr deutlich (Fig. 26 b, 27, 29, 49, Taf. V, VI, VII). In der Mitte findet man den Querschnitt der Centralspindel, um die die Chromosomen in dem freien Raume, mit dem Schleifenwinkel nach der Mitte gekehrt, angeordnet sind. In diesem freien Raume sieht man auch die Querschnitte der Mantelfasern, wenn der Schnitt dieselben getroffen und die zugehörigen Chromosomen abgehoben hat (Fig. 27). Nach außen davon folgt ein schmaler, unregelmäßiger Randbeleg von körnigem Protoplasma, das von der Zellmembran umschlossen wird. Von dem protoplasmatischen Randbeleg gehen nicht selten unregelmäßige, zackige Fortsätze nach der Mitte zu aus, die auch hier und da einmal mit einem Chromosom in Berührung kommen können. Bisweilen finden sich auch einzelne Klümpchen unkörnigen Protoplasmas frei (vielleicht nur scheinbar), ohne Zusammenhang mit dem übrigen granulierten Zellprotoplasma in der Höhle.

Diese annähernd runde cylinderförmige Gestalt hat der Raum aber erst zugleich mit der Ausbildung des Monasters gewonnen.

---

1) Zellstudien. Arch. für mikr. Anatomie, 1894, Bd. XLIII, Heft 3, Tafel XXIII, Fig. 16 u. 17.

Zu der Zeit, wo die Chromosomen noch regellos neben der Spindel liegen, ist auch die Form des sie umschließenden Raumes eine ganz andere (Fig. 14, Taf. IV, Fig. 16—25, Taf. V, Schemata 54—56, 62—65, Taf. VIII). Verfolgt man seine Entstehung noch weiter zurück, so findet man, daß er aus der Kernhöhle hervorgeht.

Im Stadium des lockeren Knäuels, wenn die Chromosomen anfangen glattrandig zu werden, und die achromatischen Kernfäden und die in sie eingebetteten oxychromatischen Körnchen verschwinden oder in andere Form übergehen (eine Streitfrage, auf die ich mich hier nicht einlassen will), hat die so entstandene Höhle, in der die Chromosomen dann fast ganz freiliegen, eine kugelige Gestalt, die nur an der einen Seite eine erhebliche Modifikation erlitten hat, da, wo sich die Anlage der Spindel befindet<sup>1)</sup>. Hier ist die sie umschließende Kernmembran schon aufgelöst, und von den Polen aus sind die in Bildung begriffenen Mantelfasern in sie eingedrungen, um sich mit den Chromosomen zu verbinden. Zugleich aber drängt die Anlage der Centralspindel von der Seite nach der Mitte zu vor und zwingt den Inhalt der Höhle, dahin auszuweichen, wo er den geringsten Widerstand findet. So wird die Spindelanlage hier immer tiefer in die Kernhöhle eingebettet, bis sie schließlich ganz in ihrer Mitte liegt und von allen Seiten von ihr umgeben ist. Das kommt auf den Querschnitten am deutlichsten zum Ausdruck (Schema Fig. 62—65).

Verfolgt man diesen Vorgang auf Seitenansichten (Fig. 54—56), so ergibt sich, daß auch durch die mit der Bildung der Polstrahlen und Wanderung der Pole bedingte Protoplasmaverschiebung von den Polen her die Kernhöhle einseitig zusammengedrückt und zu der im Monasterstadium vorhandenen cylinderähnlichen Form umgestaltet wird.

Im Monasterstadium liegt also die ganze Spindel (Polstrahlen abgerechnet) innerhalb der Kernhöhle. Während dieses Vorganges wird die Kernmembran mehr und mehr aufgelöst, aber Reste derselben können sich bis in das Monasterstadium hinein erhalten.

Diese Thatsache ist für einen später auszuführenden Vergleich mit anderen Kernteilungsformen von größter Bedeutung.

Die weiteren Schicksale der Kernhöhle sollen hier keine genauere Darstellung erfahren. Es sei nur noch darauf hingewiesen, daß auch in diesem Punkte verschiedene oft nahe verwandte Zellarten große Unterschiede zeigen. Bei den der heterotypischen

---

1) Vergl. auch FLEMMING, l. c., S. 699—700.



Kernteilungsform angehörigen Spermatocyten erfolgt die Auflösung der Kernmembran viel früher und schneller, als bei den von mir untersuchten Zellen, und die Gestalt der die Chromosomen umschließenden, wenig ausgedehnten Höhle (HERMANN's Fig. 8, 9, 10, l. c.; meine Fig. 47, 48, Taf. VII) ist so unregelmäßig, daß es in späteren Stadien oft nicht möglich ist, sie gegen die lockeren Protoplasmaschichten abzugrenzen.

Die Ausbildung im Monasterstadium und in den folgenden Phasen vollends ist eine außerordentlich variable. (Vergl. z. B. M. HEIDENHAIN's Fig. 18, Taf. X l. c. mit FR. REINKE's Fig. 16, 17, l. c.) In den Eiern von Triton alp. wird sie sofort nach Auflösung der Kernmembran von den Dotterkrystalloiden, die sich bis zwischen die Chromosomen drängen, ausgefüllt (Fig. 12, 15, 30, 38). Auf andere interessante Besonderheiten brauche ich hier nicht einzugehen, da VAN DER STRICHT dieselben vortrefflich beschrieben hat<sup>1</sup>).

## VI. Beiträge zur Kenntnis der Protoplasmastrukturen der ruhenden Zelle.

Alle diejenigen Zellen, welche mir bei der Untersuchung zur Verfügung gestanden haben, sowohl die aus dem Salamanderhoden, wie auch die der Eier von Triton alpestris im Stadium der Gastrulation haben während der Ruhe zwei Centrosomen. Die Teilung des Centrosoms beginnt schon in dem vorhergehenden Monasterstadium. Das vorhandene ungeteilte im Spindelpol gelegene Centrosom beginnt hier sich senkrecht zur Spindelachse in einer Richtung zu verlängern. Während des Verlaufs der Anaphase schnürt es sich ein und nimmt Hantelform an. Gegen Schluß der Anaphase sind schon meist 2 vollständig getrennte Centrosomen vorhanden (Fig. 40). Ob um diese Zeit noch eine Verbindung dieser beiden neuentstandenen Centrosomen besteht oder nicht, ist schwer zu sagen. Wenn die Zelle vollständig zur Ruhe zurückgekehrt ist, ist eine solche sicherlich nicht mehr vorhanden. Die beiden Centrosomen findet man dann an der einen Seite des excentrisch gelegenen, gewöhnlich ganz regelmäßig runden Kerns, und sie sind hier von einer membranartigen Hülle, einer Sphärenhülle umgeben (Fig. 1—3, Taf. IV). Innerhalb derselben

---

1) VAN DER STRICHT, Contribution à l'étude de la sphère attractive.

Bd. XXIX, N. F. XXII.

ist die Lage derselben eine in jeder Beziehung durchaus inkonstante. (Vergl. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen, Kapitel III.)

Bei intensiven Färbungen nimmt diese Sphärenhülle so viel Farbstoff auf, daß feinere Einzelheiten in ihrem Innern nur an Schnitten zu erkennen sind, die einen Teil derselben getroffen haben. Liegt der ganze von dieser Sphärenhülle umgebene Körper in einem Schnitt, so ist es meist unmöglich, in ihm die beiden Centrosomen und andere Einzelheiten zu erkennen, und er hat dann ein gleichförmig granuliertes dunkles Aussehen, wie dies vielfach vom „Nebenkern“ beschrieben ist. Die feinere Struktur desselben ist F. HERMANN<sup>1)</sup> bei seinen früheren Untersuchungen verborgen geblieben. MEVES<sup>2)</sup> geht ebenfalls auf dieselbe nicht genauer ein und behält sich dies für spätere Mitteilungen vor. vom RATH<sup>3)</sup> hat dagegen in seiner neuen Abhandlung diese Verhältnisse richtig erkannt und beschrieben. MOORE's<sup>4)</sup> Untersuchungen stehen zum Teil mit denen vom RATH's und den meinigen in gutem Einklang. In vielen Punkten weichen meine allerdings an anderen Zellen gewonnenen Resultate sehr erheblich von den seinigen ab.

Die Sphärenhülle bietet eine in jedem Falle ziemlich gleichartige charakteristische Form dar, sie ist an der dem Kern zugekehrten Seite abgeflacht und der Form des Kerns angepaßt (Fig. 1, 3, Schema Fig. 52, Taf. VIII). Gewöhnlich kann man in dem Protoplasma der ruhenden Spermatogonien und derjenigen Zellen, welche den Übergang von ihnen zu den Spermatocyten vermitteln, keine weiteren Sonderheiten der Struktur erkennen. Das Protoplasma enthält eine große Zahl feinerer und gröberer, in ein zartes Mitom eingebetteter Granula. Einige gröbere Stränge sind meist auch in diesen Zellen zu erkennen und wenn man ihrem Verlauf folgt, gelangt man regelmäßig zu den von der Sphärenhülle umgebenen Centrosomen (Fig. 1).

In anderen Fällen bei Zellen, die am Kern ebenfalls nichts von Anzeichen aufweisen, welche auf eine kurz vorher durchge-

1) Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34, 1889.

2) Über eine Art der Entstehung ringförmiger Kerne. Inaug.-Diss. Kiel 1893, S. 12.

3) vom RATH, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. Zeitschr. f. wissensch. Zool., 1893.

4) On the Relationsships and the Role of the Archoplasm during Mitosis in the Larval Salamander. Quarterly Journal of Microscop. Science, 34, 1893.

machte oder in Vorbereitung stehende Mitose hindeuten, findet sich aber ein ganz anderes Verhalten (Fig. 41 u. 42). Hier ist der Zellkern meist sehr excentrisch gelagert und von der einen Seite her zusammengedrückt und eingebuchtet. In der Mitte des Zellprotoplasmas finden sich wieder die beiden Centrosomen. Sie liegen hier aber in der Mitte eines hoch entwickelten, die ganze Zelle durchziehenden Strahlensystems (Fig. 41).

Dieses Strahlensystem zeigt in ganz ausgezeichneter Weise eine Schichtung des Protoplasmas in dichtere, mehr central und hellere, peripher gelegene Schichten, und das von HEIDENHAIN <sup>1)</sup> beschriebene Phänomen der konzentrischen Kreise. Neun verschiedene Lagen von Zellenmikrosomen sind z. B. an der in Fig. 41 dargestellten Zelle zu beobachten. Bei dem ersten Blick fällt es auf, daß die zu einer zusammenhängenden Reihe gehörigen Mikrosomen durchaus nicht überall die gleiche Größe haben. Faßt man z. B. die am meisten in die Augen springende, von innen nach außen gezählt dritte Mikrosomenreihe ins Auge, so erkennt man, daß nach rechts hin hier die Mikrosomen sehr stark vergrößert sind und so nahe bei einander liegen, daß man sie nicht mehr mit Sicherheit voneinander unterscheiden kann, ja zum Teil sind sie gänzlich miteinander zu einer zusammenhängenden Membran verschmolzen. Nach links zu dagegen werden in dieser Reihe die Mikrosomen immer deutlicher unterscheidbar und kleiner. Man hat hier alle Übergänge zwischen einer vollständig ausgebildeten Membran und den noch nicht miteinander verschmolzenen, einander aber sehr dicht anliegenden bis zu den in den gewöhnlichen Abständen stehenden Mikrosomen in einer Reihe nebeneinander. Ähnliches wiederholt sich bei den meisten anderen Mikrosomenreihen der Zelle an verschiedenen Stellen.

Es können also die homologen Mikrosomen verschiedener organischer Radian eine ganz verschiedene Ausbildung, Dicke und Länge zeigen, ohne daß dadurch der Kontraktionszustand dieser Radian irgendwie beeinflusst würde.

Eigentümlich ist besonders noch folgende Thatsache: Die Mikrosomen der vom Centrum entferntesten Reihen, also der 8. und 9. von innen her gezählt, stehen nicht weiter voneinander entfernt als die Mikrosomen der dem Centrum nahe gelegenen 2., 3. und 4. Reihe. Je größer der Kreis ist, um so mehr Mikrosomen muß er also enthalten. Wenn man nun annimmt, daß jedes Mikro-

---

1) Kern und Protoplasma, S. 149.

soma auf einem vom Centrum her kommenden organischen Radius liegt, so wäre diese Erscheinung nur unter gewissen Voraussetzungen verständlich, entweder man müßte annehmen, daß nur ein sehr geringer Bruchteil der vom Centrum kommenden, peripherwärts verlaufenden Strahlen in jeder Mikrosomenreihe mit einem Mikrosom besetzt wäre, der größte Teil durch die zwischen ihm gelassene Lücke hindurchliefe und erst in den darauffolgenden Reihen mit einem Mikrosom in Beziehung träte. Oder dieses Verhalten müßte auf eine andere Weise erklärt werden. Man müßte annehmen, daß von jedem auf einen vom Centrum herkommenden Radius gelegenen Mikrosoma peripherwärts mehrere Strahlen entspringen, daß jeder derselben in dem nächstfolgenden Mikrosomenstratum mit einem Mikrosoma endigt, von dem peripherwärts wiederum eine größere Zahl von neuen Strahlen entspringen u. s. w. Weder für die eine noch für die andere Annahme lassen sich zwingende Gründe aufführen, und die Beobachtung läßt bei der außerordentlichen Feinheit dieser Strukturen vollkommen im Stich. Wenigstens würde ich es nicht wagen, diejenigen Befunde, welche ich zu Gunsten der letzteren, daß nämlich von einem Mikrosoma peripherwärts mehrere Strahlen entspringen können, geltend machen würde, den Augen eines ungläubigen Kritikers zu unterbreiten.

Vor denselben Schwierigkeiten hat auch M. HEIDENHAIN<sup>1)</sup> gestanden und ist nicht über sie hinweggekommen. BOVERI<sup>2)</sup> und VAN BENEDEN und NEYD<sup>3)</sup> sind in ihren Resultaten glücklicher gewesen wie die späteren Untersucher. VAN BENEDEN giebt an, daß von jedem Mikrosoma der Grenze zwischen Marksicht und Rindenschicht peripherwärts pinselförmig mehrere Strahlen entspringen können, und das Gleiche gilt für die die Sphäre nach außen hin begrenzende Mikrosomenreihe der Rindenschicht. BOVERI weicht hierin von VAN BENEDEN und NEYD erheblich ab, er giebt an, daß „einzelne Radian dem Centrum bald näher, bald entfernter sich unter sehr spitzem Winkel in zwei Äste spalten, die nun unter Umständen ihrerseits im weiteren Verlauf gleichfalls eine solche Verdoppelung erfahren können. Auch VAN BENEDEN und NEYD haben diese Struktur erkannt, nur beschränken sie die Spaltung der Radian auf zwei bestimmte Kreise, was ich nicht be-

---

1) Kern und Protoplasma, S. 143.

2) Zellenstudien, Jenaische Zeitschr., 1888, S. 762.

3) Nouvelles recherches, p. 52, 53.

stätigen kann.“ Dieses Verhalten der Zellfäden hat für die von mir untersuchten Zellen des Salamanders sicherlich keine Giltigkeit. Wenn eine Teilung der Radien stattfindet, so kann dieselbe nur von einem auf diesem Radius gelegenen Mikrosoma ausgehen.

Die Figur 41 regt aber noch zu einer weiteren sehr wichtigen Frage an: in welcher Beziehung nämlich das vorhandene Strahlensystem zu den beiden im Innern desselben schon ziemlich entfernt voneinander gelegenen Centrosomen steht? Ist jedes einzelne Centrosoma der Mittelpunkt eines vollständig ausgebildeten, nach allen Richtungen hin gleich entwickelten Strahlensystems, sind eigentlich zwei nur miteinander sehr dicht verflochtene und deshalb im mikroskopischen Bild nicht voneinander unterscheidbare Strahlensysteme vorhanden oder ist von dem sichtbaren einheitlichen System die eine Hälfte vorwiegend mit dem einen, die andere mit dem anderen Centrosoma in Beziehung? Direkt, durch unmittelbare Beobachtung, war auch diese Frage nicht zu lösen, aber die Anordnung der konzentrischen Mikrosomenreihen läßt auf indirektem Wege gewisse Schlüsse zu, welche auch auf den Verlauf der Strahlen ausgedehnt werden können.

Gewöhnlich liegen beide Centrosomen innerhalb einer sie umschließenden Mikrosomenreihe, welche ganz besonders stark ausgebildet ist. In Figur 41 und 42 ist es die dritte. Innerhalb dieser gemeinsamen, und um diese gleich vornweg zu nehmen, sich später zu der schon oben erwähnten Sphärenhülle entwickelnden Mikrosomenreihe findet man noch ein oder zwei weitere, eine derselben, die innerste, ist vollständig verdoppelt und umschließt jedes einzelne Mikrosoma besonders. Auch die zweite Mikrosomenreihe kann vollständig verdoppelt sein, ja in seltenen Fällen findet man, daß jedes Mikrosom auch eine dritte nur ihm zugehörige Mikrosomenreihe besitzt. Das sind dann meist diejenigen Fälle, an denen man nach Verschwinden des Strahlensystems und Wiederabrundung des Kerns zwei ganz getrennte Sphären neben dem Kern findet, welche einander dicht anliegen, aber jede von einer besonderen Sphärenhülle umgeben ist (Fig. 43). Die Thatsache, daß die jedem einzelnen Centrosoma zukommenden Mikrosomenreihen lauter ganz gleich große, in gleichen Abständen liegende Mikrosomen enthalten, läßt darauf schließen, daß von jedem Centrosom nach allen Richtungen hin gleichmäßig Strahlen ausgehen. In welchen Beziehungen nun aber die den beiden Centrosomen gemeinsam angehörigen Strahlen und ihre Mikrosomenreihen und die darauf folgenden des gesamten Radiensystems zu diesen innersten, jedem Centrosoma besonders

zukommenden Strahlen stehen, darüber ließ sich nichts ermitteln. Jedenfalls aber ist es unwahrscheinlich, daß zwei getrennte, sich durchkreuzende Radiensysteme vorhanden sind. Denn dann müßte man erwarten, daß die konzentrischen Mikrosomenreihen nicht kontinuierlich um beide Centrosomen herumverliefen, sondern sich schnitten, wie zwei Kreise, deren Mittelpunkte geringeren Abstand voneinander haben, wie die Summe der Radien. Wenn eine wirkliche Durchkreuzung stattfindet, wie z. B. in Fig. 46 u. 47, dann findet man auch nicht selten Andeutungen von sich schneidenden konzentrischen Ringen. Hier in Fig. 41 ist aber davon nichts vorhanden.

Zwischen den eben dargestellten hochgebildeten Formen des Radiensystems und den zu Anfang geschilderten findet man alle Übergänge. Bei Zellen, welche in ihrem Zustande auf die in Figur 41 dargestellte Form folgen, sieht man, daß die dritte Mikrosomenreihe sich nun zu einer vollständig geschlossenen Membran, einer Sphärenhülle entwickelt hat. Die Strahlen sind im allgemeinen undeutlicher geworden, um die Sphärenhülle ziehen noch eine größere Zahl ähnlicher konzentrischer, aber schwächer ausgebildeter Hüllen, an denen man hier und da Unterbrechungen findet. Bekommt man eine solche Hülle fünfter oder sechster Ordnung von der Fläche her zu Gesicht, so erkennt man, daß sie nicht eigentlich eine zusammenhängende Membran bildet, sondern eine netzförmige fädige Struktur hat. An vielen Stellen kann man von den Strahlen nur noch so viel erkennen, daß eine größere Zahl der überall ziemlich gleichförmig verteilten Zellmikrosomen radiär angeordnet ist (Fig. 42).

Zugleich hat die ganze Gestalt des Radiensystems sich sehr verändert, denn der vorher durch sie ganz an die eine Seite der Zelle gedrückte und zusammengepreßte Kern nimmt nun mit der Rückbildung des Strahlensystems wieder mehr und mehr seine gewöhnliche kugelige Gestalt an und wirkt so seinerseits komprimierend auf seine Umgebung. Das Strahlensystem wird in derselben Weise an die eine Seite der Zelle gedrückt und in seiner Gestalt verändert, wie vorher der Kern (Schema Fig. 51, 52). Im Verlauf der fortschreitenden Rückbildung bleibt es aber nicht bloß bei dieser Gestaltveränderung, sondern ein Teil des Strahlensystems, alles, was außerhalb der Hülle gelegen ist, verfällt allmählich einer mehr oder weniger vollständigen regressiven Metamorphose, namentlich die dem Kern zunächst gelegenen und seiner Einwirkung am direktesten ausgesetzten Teile derselben kommen

schnell zum Schwund, einzelne Überreste können sich aber auch noch bis in den Anfang der nächsten Kernteilung hinein erhalten; erst mit dem Beginn dieser geht auch der letzte Rest des alten Strahlensystems, dem auch die Sphärenhülle noch angehört, vollständig zu Grunde. Es ist wahrscheinlich, daß vom Übergang von den Spermatogonien zu den Spermatocyten jedesmal ein solcher Zustand wie der eben beschriebene durchgemacht wird, denn an jeder Zelle kann man noch die Spuren derselben auch während der Ruhe und bei Einleitung der Karyokinese nachweisen.

Folgende Punkte verdienen aus dem eben Dargestellten besonders hervorgehoben zu werden. 1) Während der stärksten Ausbildung des Strahlensystems liegt der Kern niemals interfilär, sondern stets vollständig getrennt und vollständig unabhängig neben den äußersten Enden der Strahlen. Dieses Verhältnis ändert sich für die ruhende Zelle mit rundem Kern nur insofern, als nun das Radiensystem in eine andere Form gepreßt wird. Interfilär in dem Sinne von HEIDENHAIN<sup>1)</sup> liegt aber auch hier der Kern niemals. 2) Die innerhalb dieses Radiensystems eingeschlossenen Centrosomen stehen nicht durch kontinuierliche, von einem zum anderen laufenden Strahlen miteinander in Verbindung, es besteht keine primäre Centroidesomose. 3) Jedes einzelne Centrosom hat innerhalb der Sphärenhülle ein vollständiges, allerdings nur kleines, auf ein oder zwei konzentrische Mikrosomenreihen sich ausdehnendes Strahlensystem entwickelt. 4) Die einer der konzentrischen Reihen angehörigen Mikrosomen sind durch ein netzförmiges Fadenwerk untereinander verbunden. Auch wenn die radiären Strahlen verschwinden, können diese Verbindungen bestehen bleiben und als Membranen (Sphärenhülle) imponieren.

Bei den folgenden Generationen der Spermatocyten findet man niemals eine solche ausgedehnte Entwicklung eines Strahlensystems. Mehr als drei konzentrische Mikrosomenreihen bekommt man hier nie zu Gesicht, und daß durch die Ausbildung desselben der Kern in seiner Gestalt beeinflußt und eingedrückt würde, kommt überhaupt nicht vor. Eine Sphärenhülle, in der die beiden Centrosomen eingeschlossen sind, pflegt auch bei den späteren Generationen der Spermatocyten, welche dem heterotypischen Kernteilungsmodus folgen, ausgebildet zu sein. Sie liegt hier der

---

1) Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. Arch. für mikr. Anat., 1894, S. 502—504. Sein Schema Fig. 85.

Kernmembran sehr dicht und flach an. Entwickelt sich bei der Vorbereitung zur Kernteilung hier eine Strahlung, so erhält man ein Bild wie das von HERMANN<sup>1)</sup> in Figur 14 dargestellte (vergl. auch meine Figur 44). Nach der Kernseite zu ist das Strahlensystem oft gar nicht zu erkennen. Ob hier Beziehungen zur Kernmembran und zu den chromatischen Elementen des Kerns schon jetzt vorhanden sind oder vielleicht gar während der ganzen Ruhepause bestehen bleiben, war nicht zu unterscheiden. Die von M. HEIDENHAIN<sup>2)</sup> geltend gemachte Thatsache aber, daß es gelingt, den Kern von den Centrosomen glatt abzuheben, scheint mir nicht dagegen zu sprechen, sondern könnte nur beweisen, daß sie sehr fein und zerreißlich wären. Daß die eben dargestellten Verhältnisse der späteren Generation der Spermatocyten sekundär veränderte und von den ursprünglicheren Verhältnissen der Spermatogonien abzuleiten sind, dafür werde ich weiter unten auch den Vergleich der Centralspindel-Entwicklung geltend zu machen haben. Die innerste, das Centrosom direkt umgebende Mikrosomenreihe pflegt aber auch hier vollständig und nach allen Seiten gleichmäßig entwickelt zu sein (Fig. 44).

Geht nun eine solche spermatogonienähnliche Zelle, wie sie in Fig. 1, 3, 41, 43 dargestellt ist, in die Vorbereitung zur Karyokinese über, so merkt man als erstes Anzeichen dafür im Protoplasma, daß die Sphärenhülle Lücken bekommt. Aus diesen Lücken treten bisweilen schon dann einige von den innerhalb der Hülle von den Centrosomen gebildeten Strahlen hindurch. Nicht zu verwechseln ist diese Erscheinung mit Resten des alten Strahlensystems, welche ganz unabhängig von den Centrosomen an der Sphärenhülle ihren Ursprung nehmen und namentlich noch an den dem Kern diametral gegenüberliegenden Seiten stärker entwickelt sind (Fig. 2 u. 3).

Dann wird die Sphärenhülle in der Richtung der auseinander weichenden Centrosomen ausgedehnt und schließlich durch den durch die Ausbildung der beiden jungen Strahlensysteme hervorgerufenen Druck vollständig auseinander gesprengt. Sobald die beiden in Bildung begriffenen, nach allen Seiten hin gleichmäßig entwickelten Strahlensysteme die halbe Länge des Abstandes der beiden Centrosomen von einander erreicht haben, müssen sie natürlich gegenseitig auf einander einen Druck ausüben und wenn

---

1) l. c. Arch. f. mikr. Anat., 1891.

2) l. c., S. 504.



sie sich noch weiter nach allen Richtungen hin gleichmäßig vergrößern, muß es zum Auseinanderweichen der beiden Centrosomen kommen. Bisweilen kommt es aber auch schon früher dazu, wenn nämlich zwischen den beiden jungen Strahlensystemen unnachgiebige Protoplasamassen liegen, welche seitlich nicht ausweichen können.

Auch dann, wenn die alte Sphärenhülle schon vollständig zersprengt ist, sieht man noch oft die Reste des alten Strahlensystems neben den jungen, nun neu von den Centrosomen aus entwickelten, für die folgende Kernteilung bestimmten Radien. An diesen erkennt man sehr deutlich den mikrosomalen Bau, und auch das Phänomen der annähernd konzentrischen Ringe ist oft sehr hübsch entwickelt (Fig. 43, 44). Kommt es dann zur Differenzierung der Mantelfasern und der Centralspindelfasern unter diesen nach allen Richtungen hin ganz gleichen Strahlen, dann wird das weitere Auseinanderweichen der beiden Pole erheblich erschwert. Nun genügt das einfache Aufeinandertreffen der beiderseitigen Strahlen nicht mehr, um eine Entfernung hervorzurufen, es kommt zu der Ausbildung der hoch differenzierten Stützfasern der Centralspindel. Bei der Weiterentwicklung und Verlängerung der schon vorhandenen Polstrahlen müssen sich dieselben dann durchkreuzen (Fig. 46, 47). Dieselbe kann so weit gehen, daß entgegengesetzte Teile der Zellmembran mit jedem der Pole durch sich kreuzende Polstrahlen verbunden werden (Fig. 46).

Es wird also nicht eine einzige Faser des Strahlensystems der Mutterzelle unverändert in den Organismus der Tochterzelle hinübergenommen. Die für die Karyokinese bestimmten Fibrillen werden vollkommen von den Centrosomen aus neugebildet, während die Reste des alten, wahrscheinlich von der vorhergehenden Karyokinese übernommenen Strahlensystems ihre regressive Metamorphose vollenden. Der Organismus der Tochterzelle wird gewissermaßen aus den Elementen wieder neu aufgebaut.

Diese Erscheinung geht durch das ganze Reich der Zellen und ist von der fundamentalsten Bedeutung für die Vererbung.

Das Gleiche findet sich bei Infusorien. Auch hier geht nicht eine einzige Wimper, nicht ein Myophaen des Muttertieres in die Tochterzellen über, sondern im Rahmen der Mutter werden zwei neue Tiere angelegt. Während die alten Wimpern und Myophaene einer regressiven Metamorphose verfallen, werden die Protoplasmaorgane der Tochterzellen aus den Elementen heraus neugestaltet, während des Verlaufs der Zellteilung findet man beide

nebeneinander. Nicht eines der alten abgenutzten Organe des Muttertiers geht unverändert auf die Nachkommen über<sup>1)</sup>).

Das sind altbekannte Thatsachen und auch bei der Zellteilung des *Ascariseies* war diese Erscheinung der vollkommenen Neubildung der Sphärenstrahlen bei jeder folgenden Karyokinese durch die Untersuchungen VAN BENEDEN's und BOVERI's bekannt geworden und sie verdiente hier nicht noch einmal hervorgehoben zu werden, wenn nicht ganz neuerdings durch M. HEIDENHAIN eine davon abweichende Theorie aufgestellt worden wäre<sup>2)</sup>. Ich wende mich zu einer Besprechung derselben.

## VII. Kritische Bemerkungen.

MARTIN HEIDENHAIN ist auf Grund seiner besonders an Leukocyten ausgeführten Untersuchungen zu folgenden Anschauungen über die Struktur des Protoplasmas der ruhenden Zelle gekommen<sup>3)</sup>:

Das Zellprotoplasma besteht durchweg aus Fäden. „Diese Fäden weisen eine Quergliederung auf, sie zerlegen sich . . . in färbbare und achromatische, bez. weniger färbbare Glieder.“ Die färbbaren Glieder werden als Zellmikrosomen bezeichnet. Auch das Protoplasma der sich teilenden Zelle besteht durchweg aus gegliederten fädigen Elementen. Ein großer Teil der Zellenfäden tritt mit den Sphärenstrahlen, die nach außen durch das VAN BENEDEN'sche Mikrosomenstratum abgegrenzt werden, zu einem einheitlichen Radiärsystem zusammen. Diese centrierten Protoplasmafäden werden mit den zugehörigen Sphärenstrahlen zusammen als organische Radien bezeichnet<sup>4)</sup>.

Ein gewisser Teil der Zellfäden wird durch die Existenz der Sphäre und des Centrosomas in seiner Verlaufsrichtung überhaupt nicht beeinflusst.

Die centrierten Fäden, welche mit den Sphärenstrahlen zu einem einheitlichen Radiärsystem zusammentreten, laufen von dem VAN BENEDEN'schen Mikrosomenstratum bis unmittelbar an die

---

1) Am deutlichsten ausgeprägt und am leichtesten zu untersuchen ist dies bei den oxytrichen, zu den hypotrichen Ciliaten gehörigen Infusorien, namentlich bei den Stylonychien. Vergl. BRONN's Klassen und Ordnungen. I. Band. Protozoen von BÜTSCHLI, 3. Abteilung.

2) Vergl. l. c. S. 672, 125.

3) Kern und Protoplasma l. c. S. 137, III. Kapitel.

4) Neue Untersuchungen, S. 498, <sup>1)</sup>).

Oberfläche der Zelle<sup>1)</sup>. Das „Mikrocentrum“ dient mithin bei den Leukocyten einer großen Reihe radiär gerichteter, kontraktiler Zellfäden als Insertionsmittelpunkt.

Alle organischen Radien sind untereinander in sich gleich gebaut, d. h. sie enthalten die gleiche Anzahl färbbarer Querglieder, Mikrosomen. „Alle organischen Radien der nämlichen Zelle würden bei der gleichen physiologischen Spannung die gleiche Länge aufweisen.“ (Prinzip der ursprünglichen Identität der Länge der organischen Radien)<sup>2)</sup>.

Sie entspringen in gleichen Abständen an der Zellperipherie und endigen am Mikrocentrum. An der Kernmembran heften sich keine Sphärenstrahlen oder Radiärfäden fest.

Wäre der Kern nicht vorhanden, so würde nach Ausgleich aller Spannungsdifferenzen das Mikrocentrum genau in der Mitte des Zellleibes stehen, alle organischen Radien würden binnen kurzem sämtlich in den Zustand gleicher Länge und gleicher Spannung übergehen.

Dieser Zustand aber ist infolge der Anwesenheit des zwischen diesen Fäden in interfilaren Räumen gelegenen Kernes nicht möglich. Ist der Kern rund und excentrisch gelagert, und sein Durchmesser größer als der Radius der kugelrund gedachten Zelle, so muß das Mikrocentrum aus seiner centralen Lage mindestens um die Differenz des Zellradius und des Kerndurchmessers verschoben werden. Es liegt dann der Oberfläche des excentrisch gelagerten Kernes dicht an. Das Radiensystem ist dadurch aus seinem Gleichgewicht gebracht. Die durch den Kern auseinandergespreizten, an der Oberfläche des Kernes entlang verlaufenden Radien sind am meisten gedehnt und daher auch gespannt, und werden bestrebt sein, das Mikrocentrum nach der Mitte hinzuziehen.

## I.

1) Angenommen, diese von HEIDENHAIN gemachten Voraussetzungen wären richtig, daß unter den gegebenen Bedingungen das Mikrocentrum an der Oberfläche des kugelrunden Kernes läge,

---

1) Neue Untersuchungen l. c. S. 497.

2) Vergl. BOVERI l. c. „Es läßt sich aber ganz allgemein der Satz aussprechen: Fibrillen von gleicher Länge besitzen gleiche Stärke. Dieses Verhalten ist meines Erachtens nur möglich, wenn alle Archoplasmaradien beider Kugeln untereinander identisch sind, d. h. wenn dieselben bei gleicher Länge den gleichen Querschnitt besitzen und in gleichem Kontraktionszustand sich befinden . . .; auf jeden Radius muß annähernd die gleiche Zahl von Mikrosomen treffen (S. 786).

und daß alle von demselben ausgehenden organischen Radien an der Zellperipherie in gleichen Abständen endigten, würde dem das in seinem Schema Fig. 85 gezeichnete Verhalten der organischen Radien entsprechen? Eine zwischen 2 Fixierungspunkten gespannte Faser verläuft stets geradlinig, wenn sie daran nicht verhindert wird. Findet dies aber statt, so nimmt sie den kürzesten Weg, den ihr dies Hindernis erlaubt, um dasselbe herum und legt sich demselben dicht an.

Das trifft für zwei in Fig. 85 gezeichnete, dicht an der Oberfläche des Kerns verlaufende Radien annähernd zu, für alle anderen nicht. Weshalb die folgenden sich den ersten nicht ganz dicht anlegen und weshalb die außerhalb und nach oben zu von den vom Mikrocentrum an den Kern zu legenden Tangenten verlaufenden organischen Radien nicht gemäß ihrer Spannung gestreckt (wie in Fig. 86), sondern gebogen zwischen den beiden Fixierungspunkten verlaufen, ist unverständlich. Nimmt eine an zwei Punkten befestigte Faser zwischen diesen einen gebogenen Verlauf, so beweist dies, daß dieselbe sich nicht in Spannung befindet, wenn für die Annahme anderweitiger, auf dieselbe wirksamer Kräfte kein Grund vorliegt. Nur mit der Zuhilfenahme von Querverbindungen zwischen den gleichwertigen Mikrosomen, eine Annahme, die HEIDENHAIN absichtlich nicht macht, oder durch die Wirkungen irgendwelcher unbekannter physiologischer Kräfte wäre diese Schwierigkeit vielleicht zu überbrücken.

2) Würde das Mikrocentrum unter HEIDENHAIN's Voraussetzungen nur bis zur Mitte der Zelle dem Zuge der den Kern umspinnenden Fasern folgen, wenn der Durchmesser des Kernes kleiner wäre als der Radius der Zelle? Würden, wenn das an der Oberfläche des Kerns gelegene Mikrocentrum gerade die Mitte einnehme, die durch den Kern verursachte Störung im Gleichgewicht des Radiensystems soweit ausgeglichen sein, daß das Mikrocentrum nun nicht weiter nach dem Mittelpunkt des Kernes zu ausweichen würde, wenn ihm dazu etwa durch Verkleinerung des Kernumfanges Gelegenheit gegeben wäre?

Auch dann, wenn das Mikrocentrum in der Mitte der Zelle läge, wären noch die den Kern unmittelbar umspannenden Radien viel stärker gedehnt als alle anderen, und es ist nicht einzusehen, weshalb das Mikrocentrum, diesem Zuge nachgebend, nicht so lange folgen sollte, bis alle Radien annähernd gleich lang wären und gleiche Spannung hätten. Dies würde erst dann erreicht sein, wenn die halbe Peripherie des Kerndurchschnittes gleich dem Abstand des

Mikrocentrums von der dem Kern gegenüberliegenden entferntesten Punkte der Zellmembran wäre. Dann läge also das Mikrocentrum jenseits der Mitte in der Zellenhälfte, in der auch der Kern sich befindet und immer noch der Kernmembran dicht an. Es läßt sich also auf diese Weise nicht verstehen, weshalb das Mikrocentrum in der Mitte liegen bleibt, wenn der Umfang des von den organischen Radien umfaßten Kernes aus irgend welchen Gründen kleiner wird und dann sein Durchmesser geringer ist, als der Radius der kugelig gedachten Zelle, und weshalb es nicht weiter der sich peripherwärts zurückziehenden Kernmembran nachfolgt.

3) Kann es unter den von HEIDENHAIN gemachten Voraussetzungen infolge des von den Mikrosomen auf den Kern ausgeübten Druckes zu einer Einbuchtung desselben, zu einer Delle kommen? HEIDENHAIN <sup>1)</sup> sagt darüber folgendes: „Wir gehen von den sessilen Leukocyten des Kaninchens aus und zwar von jenen einfachen Formen, welche einen rein kugeligen Kern besitzen (Schema Figur 85). Das Mikrocentrum und die Sphäre werden bei diesen Zellen infolge der Dehnung der Radiärfäden mit Gewalt gegen die Kernoberfläche getrieben. Es wird mithin von der Gegend der Sphäre her ein stärkerer Druck auf den Kern ausgeübt und als unmittelbare Folgewirkung sehe ich jene kleinen Dellen oder Abflachungen der sonst convex gewölbten Kernmembran an, welche sich so überaus häufig in nächster Nachbarschaft der Sphäre am Kern finden.“ Dann heißt es ferner, es „kann diese intendierte Bewegung nicht auf Ursachen zurückgeführt werden, welche innerhalb der Sphäre liegen, sondern die Bewegung gegen den Kern hin ist nur als eine passive denkbar, als eine Folge der Bestrebungen gewisser organischer Radien, sich zu verkürzen.“ Einen gegenseitigen Druck können zwei Gegenstände nur dann aufeinander ausüben, wenn sie sich berühren, und nur da, wo sie sich berühren, und solange, wie sie sich berühren. Nun ist in Fig. 85 die dem Mikrocentrum am nächsten gelegene Stelle der Kernmembran die einzige, die weder mit den organischen Radien, noch mit dem Mikrocentrum infolge der Spreizung der Radien in direktem Kontakt steht, hier kann also auch weder vom Mikrocentrum, noch von der Sphäre oder ihren Strahlen ein Druck ausgeübt werden. Wird die Widerstandskraft der Kernmembran aus irgend welchen Gründen geringer als der von den organischen Radien auf den Kern ausgeübte Druck, so wird der Inhalt des Kernes zunächst

---

1) l. c. S. 508.

bestrebt sein, den kleinen freien Raum zwischen Mikrocentrum und Kernmembran auszufüllen da, wo kein Druck auf ihn ausgeübt wird, und wird hier die Kernmembran vorbuchten müssen, bis sie das Mikrocentrum, an dem die organischen Radien inserieren, wirklich berührt. Das Entstehen einer Delle ist unter der Voraussetzung, daß der Kern interfilar liegt, nie und nimmer zu erklären.

4) Anders wäre es mit der Entstehung einer sattelförmigen Einschnürung des Kernumfanges. Diese aber ließe sich wieder nur dann verstehen, wenn unter den gleich langen organischen Radien einander gegenüberliegende, den runden Kern umfassende Radien stärkere Spannung gewännen als die anderen, und das widerspräche ja dem oben genannten Prinzip der gleichen Länge und gleichen Spannung. Man müßte die Hilfsannahme machen, daß in einer Richtung die Widerstandskraft des Kerns circular um ihn herum, abnähme, wenn man nicht dies Prinzip mit den von HEIDENHAIN gemachten Voraussetzungen verlassen wollte.

Aber selbst wenn man sich dazu entschliesse, würde dann die Thatsache damit vereinbar sein, daß das Mikrocentrum sich mit dem Fortschreiten der sattelförmigen Einschnürung, die ja durch den Zug der organischen Radien hervorgerufen werden soll, immer weiter von der sich zurückziehenden Oberfläche des Kerns entfernt, sobald es die Mitte der Zelle erreicht hat?

Findet von da an eine weitere Kontraktion der den wurstförmig gewordenen Kern umspannenden Fasern statt, als deren Folge ja von HEIDENHAIN die Umbildung des Kernes zu einer hufeisenförmigen bis ringförmigen (aber nicht geschlossenen) Gestalt angesehen wird, so ergiebt sich als unbedingte Folge, daß auch das Mikrocentrum diesem Zuge nachgeben muß, solange noch die Länge der den Kern umspannenden Fasern die Durchschnittslänge aller organischen Radien (Fig. 86 l. c.) übersteigt. Erst dann ist eine Entfernung des Mikrocentrums von der Kernoberfläche denkbar, wenn sich der Durchmesser derselben nun noch weiter verkleinert. Daß aber von da an die Kontraktion der den Kern umspinnenden Fasern nicht mehr als Ursache für eine weitere Gestaltsveränderung desselben geltend gemacht werden kann, wenn man nicht das Prinzip der gleichen Länge und gleichen Spannung aller organischen Radien gänzlich umstoßen und über den Kontraktionszustand derselben ganz willkürliche Ausnahmen machen will, liegt auf der Hand und bedarf weiter keiner Erklärung.

Es läßt sich also aus der von HEIDENHAIN entworfenen Theorie, daß alle organischen Radien ursprüng-

lich gleiche Länge und gleiche Spannung haben, in gleichen Abständen an der Zellperipherie entspringen und an dem Mikrocentrum endigen, und daß der Kern interfilar liegt, nicht eine einzige am Kern wahrnehmbare Gestaltsveränderung erklären. Die von diesen Voraussetzungen aus gemachten Ableitungen sind mechanisch unmöglich.

## II.

Es bedurfte daher einer Prüfung dieser Voraussetzungen, resp. der empirischen Grundlagen, auf welche die Theorie aufgebaut ist. Denn sollten sich diese als richtig herausstellen, so müßte das zu dem Schluß führen, daß eine Erklärung der in Frage stehenden Erscheinungen durch mechanische Prinzipien vorläufig überhaupt nicht möglich ist.

1) Ist es erwiesen, daß alle organischen Radian an der Zellperipherie, und zwar dort in gleichen Abständen von einander endigen und sich festheften?

Existieren thatsächliche, einwandsfreie Befunde, welche diese Annahme HEIDENHAIN's stützen? HEIDENHAIN sagt in seiner Abhandlung über Kern und Protoplasma: „Daß die Radiärstrahlen die Peripherie der Zelle erreichen, kann man sehr vielfach wahrnehmen; . . .“<sup>1)</sup>. Es ist das zugleich die einzige von Beobachtungen ausgehende, auf dies Verhalten bezügliche Stelle, die ich hier gefunden habe.

In den neuen Untersuchungen heißt es dann<sup>2)</sup>: „Diese centrierten Protoplasmafäden laufen von dem VAN BENEDEN'schen Mikrosomenstratum aus bis unmittelbar an die Oberfläche der Zelle.“ Kurz vorher werden als Beispiele dafür die Figuren 65, 68, 69 angeführt. In Fig. 65 und 69 sehe ich eine ganze Zahl organischer Radian abgebildet, welche die Oberfläche nicht erreichen, und auch in Fig. 68 weite Strecken der Zellperipherie, von denen keine Radian entspringen. Und weiterhin bemerkt er: „Eine ähnliche, weit ausgedehnte Centrierung des Protoplasmas bei ruhenden Zellen ist von HERMANN (44; Taf. XXXI, Fig. 12) und VAN DER STRICHT (90; Fig. 21) auch bei anderen Objekten aufgefunden worden.“

Nun zeigt aber Fig. 12 von HERMANN um das Mikrocentrum herum ein nach allen Richtungen hin gleichmäßig entwickeltes Strahlensystem, von dem nicht ein einziger Strahl bis an die Pe-

---

1) l. c. Kern und Protoplasma, S. 148.

2) l. c. S. 497.

riperie zu verfolgen ist, und mindestens ein Drittel der gezeichneten direkt auf die Oberfläche des Kerns gerichtet ist, ohne daß auch irgend etwas von Auseinanderspreizungen zu bemerken wäre.

Daß HEIDENHAIN aber für dies Verhalten die citierte Fig. 21 von VAN DER STRICHT anführt, scheint mir so wenig für seine Anschauungen zu sprechen, da hier weder von einem Centrosom, noch von dem Verlauf der organischen Radien etwas deutliches zu sehen ist, daß ich zur Erklärung einen Druckfehler oder eine Verwechslung annehmen zu dürfen glaube.

Mir scheint danach die Angabe HEIDENHAIN's, daß alle organischen Radien an der Zellperipherie, und zwar in gleichen Abständen von einander endigen, durch die Thatsachen nicht gestützt zu sein und auch mit keiner Beobachtung anderer Untersucher im Einklang zu stehen.

2) Ist es erwiesen, daß der Kern in interfilare Räume des Strahlensystems eingeschoben ist, daß durch ihn eine Auseinanderspreizung der Sphärenstrahlen verursacht wird und dadurch das Mikrocentrum an die Oberfläche der Kernmembran zu liegen kommt, wenn sein Durchmesser größer wird als der Radius der kugelig gedachten Zelle?

HEIDENHAIN<sup>1)</sup> sagt dazu: Es „haben HERMANN (44; Fig. 14) und ich (41; Fig. 9 u. 14, hier wiederholt in Fig. 68) Abbildungen gegeben, aus denen unmittelbar hervorgeht, daß der Kern sich unter Umständen mit einem gewissen Anteil seines Umfanges in die Masse der Sphäre einschieben kann, so daß dadurch die Sphärenstrahlen im eigentlichen Sinne des Wortes auseinander gespreizt werden. In diesen Fällen wird der Kontur der Sphäre, welcher durch den VAN BENEDEN'schen Körnerkranz gegeben ist, einerseits, nämlich in der Nachbarschaft des Kerns, unvollständig“.

Was zunächst die Fig. 14 HERMANN's angeht, so ist gegen die Wahl dieses Beispiels geltend zu machen: 1) daß man hier von einem Mikrocentrum und von einer Sphäre eigentlich nichts sieht, und es daher nicht wohl möglich ist, über die Anordnung der Strahlen zu demselben etwas Sicheres auszusagen. 2) daß im allgemeinen Spermatocyten Zellen sind, welche hochgradige sekundäre Veränderungen in ihrer Kern- und Protoplasmastruktur zeigen. FLEMMING hat dies für die Spermatocyten des Salamanders nachgewiesen und ich werde gerade auf diesen Punkt im nächsten Abschnitt noch genauer zurückkommen. Namentlich aber geht

---

1) l. c. S. 504.



dies aus den vortrefflichen Untersuchungen BRAUER's <sup>1)</sup> über die Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala* hervor. Bei *Ascaris megaloccephala univalens* liegt das Centrosom innerhalb der Kernmembran, bei *Asc. megl. bivalens* außerhalb derselben im Zellprotoplasma, bevor die Karyokinese durch die Teilung derselben eingeleitet wird.

Diese Zellen sind also nicht geeignet, um aus Befunden an ihnen allgemeingiltige Gesetze abzuleiten.

Was dann die von HEIDENHAIN zum Beweis herangezogenen Leukocyten betrifft, so wird hier auf Fig. 68 und 69, und Fig. 51 der früheren Arbeit verwiesen. Nun ist Fig. 69 nicht ein-, sondern zweikernig, käme also deshalb schon nicht in Betracht. Dann sieht man hier nur an einem der Kerne eine Auseinanderspreizung der Strahlen des Radiärsystems. Auf den anderen Kern laufen Strahlen zu und scheinen an seiner Oberfläche zu endigen. Außerdem zeigt die von HEIDENHAIN der VAN BENEDEN'schen Körnerschicht gleichgesetzte Mikrosomen-Reihe auch noch an einer anderen Seite eine Unterbrechung, ohne daß hier eine Auseinanderspreizung der Strahlen erfolgt wäre. Also: die Unterbrechung der Mikrosomen-Reihe beweist nichts für eine Auseinanderspreizung.

Fig. 51 zeigt vom Mikrocentrum nach allen Richtungen hin gleichmäßig entwickelte Strahlen und gar keine Auseinanderspreizung. Viele scheinen direkt an der Kernmembran zu endigen. Die beiden auffälligsten konzentrischen Mikrosomenreihen sind gar nicht allein an der Kernseite, sondern auch nach rechts oben unterbrochen.

Es bleibt also als einzige Figur, welche den von HEIDENHAIN gemachten Angaben einigermaßen gerecht wird, Fig. 14 (wiederholt in Fig. 68) übrig.

Meinen Erfahrungen nach kommt nun bei Leukocyten ein solches Verhalten der organischen Radien zum Mikrocentrum und zum Kern nicht vor, sondern die einkernigen ruhenden Leukocyten zeigen im allgemeinen ganz die gleiche Anordnung, wie sie im vorigen Abschnitt von den ruhenden Spermatogonien und den Zwischenformen zwischen Spermatogonien und Spermatocyten dargestellt ist. Meine Erfahrungen sind natürlich nur geringe.

Aber selbst wenn man von ihnen ganz absieht und nur

---

1) A. BRAUER, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megaloccephala*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 42, 1893.

— Zur Kenntnis der Herkunft des Centrosoms. Biol. Centralbl., Bd. XIII, 1893.

HEIDENHAIN's eigene Untersuchungen berücksichtigt, so wird man nicht außer Acht lassen dürfen, daß die Auswahl dieser Zelle (Fig. 68) als Grundlage für eine allgemeine Theorie keine glückliche ist. Die hier zur Darstellung gebrachten Verhältnisse haben jedenfalls keine allgemeine Gültigkeit, nicht einmal für Leukocyten, und können daher nicht als Ausgangspunkt für eine Theorie dienen.

3) Ist es bewiesen, daß die um das Mikrocentrum radiär angeordneten Fibrillen während der Zellenruhe Kontraktilität und Spannung besitzen?

HEIDENHAIN sagt <sup>1)</sup>: „Ein Zellenfaden zeigt sich mithin . . . . zusammengesetzt aus einer abwechselnden Reihe dunkler und heller Querstücke, wie dies auch bei der quergestreiften Muskelfibrille der Fall ist. Mit E. VAN BENEDEN habe ich diese Quergliederung des Zellenfadens der Quergliederung der Muskelfibrille gleichwertig erachtet,“ und verweist auf seine frühere Arbeit über Kern und Protoplasma.

Hier finden sich die Angaben: „daß die längeren unter ihnen deutlich die schmäleren sind gegenüber den kürzeren. Der jeweils vorhandene Grad der Kontraktion oder Erschlaffung des Protoplasmafadens findet seinen Ausdruck im Dicken-Durchmesser;“ ferner: „daß die Anzahl der intensiv färbbaren Querglieder des Zellenfadens (Mikrosomen) im allgemeinen um so geringer erscheint, je kürzer derselbe ist. Setzt man voraus, daß im Zustande völliger Erschlaffung alle organischen Radian die gleiche Länge haben, nimmt man ferner an, daß auf jedem Strahl thatsächlich die gleiche Anzahl von Mikrosomen vorhanden ist, so folgt, daß innerhalb der stark kontrahierten Fäden immer eine Reihe von Mikrosomen zu einer in sich nicht mehr auflösbaren Gruppe zusammenrücken müssen. Der Vergleich mit der Fibrille des quergestreiften Muskels am ruhenden und thätigen Zustande liegt auf der Hand: auch bei ihr nimmt die Anzahl der färbbaren Querglieder beim Uebergang in den kontrahierten Zustand — wenigstens scheinbar — ab“ <sup>2)</sup>.

Wie schon oben bemerkt, vermag ich die Annahme HEIDENHAIN's, daß auf gewissen Strecken der Radian einzelne Mikrosomen miteinander verschmelzen, während die übrigen getrennt bleiben, und daß dadurch eine Abnahme ihrer Zahl bedingt werde, allein

---

1) l. c. 498, 499.

2) Kern und Protoplasma, S. 148.

nicht als für den Vergleich mit quergestreiften Muskelfibrillen ausreichend zu bezeichnen.

Ich finde bei HEIDENHAIN keine Thatsache, welche dafür angeführt werden könnte, daß diese Fibrillen einen Zug auf ihre Ansatzpunkte ausüben; denn erst dadurch könnte ihre Kontraktilität festgestellt werden. Die Beobachtung der Verschiedenheit ihrer Dicke, die übrigens anzuzweifeln ist, und der Verschiedenheit der Zahl der Mikrosomen scheint mir allein für sich nichts zu beweisen.

Als nachgewiesen zu betrachten ist die Kontraktilität der bei der Karyokinese auftretenden differenzierten Mantelfasern der Zellen des Salamanders. Diese aber haben ihren mikrosomalen Bau verloren und können nicht mit quergestreiften, sondern höchstens mit glatten kontraktilen Fasern verglichen werden. Die Art ihrer Funktion, ein dauernder gleichmäßiger, über lange Zeit hin ausgedehnter Zug steht damit in Einklang.

Diese Fasern haben ferner die Querverbindungen mit ihren Nachbarfibrillen verloren und verlaufen entweder einzeln (wie in den Zellen der Triton-Gastrula) oder zu zweien zu einem Bändchen vereinigt vom Pol zu den Schleifenmuskeln. Als nachgewiesen zu betrachten ist weiterhin die Kontraktilität der cônes principaux des Ascariseies. Auch diese haben ihren mikrosomalen, quergegliederten Bau verloren (v. o.). Dies sind die höchstdifferenzierten, aus organischen Rädien hervorgehenden kontraktilen Fibrillen.

Die Quergliederung, der mikrosomale Bau und das Vorhandensein von Querverbindungen zwischen Mikrosomen gleicher Ordnung ist schon von BOVERI als ursprünglicherer Zustand angesehen worden (v. o.), der mit dem Bau der quergestreiften Muskelfaser nur ganz oberflächliche und nicht in der Gleichheit der Funktion begründete Ähnlichkeit zeigt.

Ich kann somit die Grundlagen, auf welche M. HEIDENHAIN seine Theorie aufgebaut hat, nicht als ausreichende bezeichnen und vermag den Voraussetzungen, die er macht und die mir zum Teil unbewiesen, zum Teil unrichtig erscheinen, nicht zuzustimmen.

### III.

Daraus folgt für mich, daß auch die Konsequenzen, welche HEIDENHAIN aus seiner Theorie für die Erklärung der Mechanik der Karyokinese zieht, nicht zulängliche sein und den Thatsachen gerecht werden können.

HEIDENHAIN sagt<sup>1)</sup>: „Es ist nun klar, daß wenn für eine ruhende Zelle die Notwendigkeit eintritt, sich zu teilen, . . . daß dann in diesem Augenblicke in der Zelle schon zwei Tochtterradiärsysteme implicite gegeben sind, welche nur noch die Aufgabe haben, sich zu trennen. Diese Trennung geschieht durch die Teilung des Mikrocentrums und das Auftreten der Centralspindel (Fig. 87 A). Für die beiden Tochtterradiärsysteme tritt nun sofort wieder jenes Prinzip in Geltung, welches schon die innere Form der Mutterzelle beherrschte und auf Grund dessen die organischen Radien eines centrierten Systems (unter einfachen inneren und äußeren Bedingungen) alle dem gleichen Zustande der inneren Spannung zustreben, oder anders ausgedrückt: auf Grund dessen sie einer mittleren, ihnen durchschnittlich zukommenden Länge sich zu nähern suchen. Die ursprüngliche Gleichgewichtslage der ruhenden Zelle (Fig. 85) ist einmal gestört durch das Auftreten der Spindelfigur (Fig. 87 A), und nun streben die Tochtterradiärsysteme sofort einer neuen Gleichgewichtslage zu (Fig. 87 B). Da nun infolge des Wachstums der Centralspindel und wegen der allmählichen Auflösung der Kernmembran die über die Kernoberfläche hinweggebogenen gedehnten Fäden in der Lage sind, sich verkürzen zu können, so kommt es schließlich . . . zur Bildung jener wunderbar gleichmäßig ausgestalteten dicentrischen Figur (87 B)“<sup>2)</sup>.

Teilt sich also das Mikrocentrum behufs Einleitung der Karyokinese, so sind nach HEIDENHAIN von nun an auf das eine die eine Hälfte der organischen Radien centriert, auf das andere die andere Hälfte. HEIDENHAIN giebt dies zwar nicht ausdrücklich an, aber ich schließe es aus der Darstellung in seinem Schema (Fig. 87 A)<sup>3)</sup>.

Angenommen, dies wäre richtig, und es fiel nun auch durch die Auflösung der Kernmembran der Widerstand weg, den dieselbe dem Ausgleich der Spannungsdifferenzen entgegengesetzt hat, so würden sich die gedehnten organischen Radien so lange kontrahieren, bis sie alle gleich lang sind, bis also die beiden geteilten Mikrocentren in die Mitte der Zelle dicht nebeneinander zu liegen kommen, vorausgesetzt, daß die sie vereinigenden Kräfte der Centrodese noch ebenso groß wären wie der ihnen entgegen-

---

1) l. c., S. 714.

2) Vergl. ferner l. c. S. 678 in 127.

3) Vergl. außerdem S. 672 in 125.

wirkende Zug. Die Spannung der organischen Radian hätte nun das Minimum des in der ruhenden Zelle möglichen erreicht. Besitzt die Verbindung der Centrodese aber Nachgiebigkeit (und dies ist ja durch das Wachstum der Centralspindel gegeben), so wird die Summe der auf die beiden Mikrocentren wirkenden Kräfte sich noch um etwas mehr vermindern können.

Das linke Mikrocentrum (vergl. die Schemata HEIDENHAIN's) wird sich, wenn es auf der durch die Mitte der Zelle gehenden Spindelachse angekommen ist, so weit nach links von dem Mittelpunkt verschieben, bis von einer durch dasselbe senkrecht zur Spindelachse gelegten Ebene rechts und links die Summe aller auf dasselbe in entgegengesetzter Richtung wirkenden Kräfte gleich ist. Dasselbe gilt *ceteris paribus* für das rechte Mikrocentrum. Diese Grenze würde in Fig. 87 B schon weit überschritten sein. Über diese Grenze hinaus ist aber eine weitere Entfernung der beiden Mikrocentren von einander durch auf sie von den organischen Radian ausgeübten Zug unter den von HEIDENHAIN gemachten Voraussetzungen der möglichst gleichen Länge und gleichen Spannung aller organischen Radian und ihrer Insertion an der Zellmembran in gleichen Abständen vollkommen undenkbar. Die Spannungsdifferenzen haben sich soweit als irgend möglich ausgeglichen, und damit muß jede weitere Bewegung aufhören.

HEIDENHAIN nimmt an, daß dieser Moment erst im Monasterstadium eingetreten ist.

„Wenn ich hier auch nicht so weit gehe wie BOVERI (l. c. p. 110)<sup>1)</sup>, zu sagen, daß dieser Ruhezustand vielleicht der Ruhezustand *par excellence* im Leben der Zelle sei, so muß ich nach meinen Grundsätzen und Erwägungen doch auch<sup>2)</sup> behaupten, daß das Spiel der Kräfte auf diesem Stadium der Mitose für einige Zeit als völlig ausgeglichen<sup>3)</sup> zu betrachten sei.“

Bei dem Versuch einer Erklärung des weiteren Verlaufes muß HEIDENHAIN selbst denn auch seinem Prinzip untreu werden. „Erst späterhin beginnt dann eine physiologische<sup>3)</sup> Verkürzung

1) l. c. Zellstudien. Jen. Zeitschr. 1888, S. 794.

2) Im Urtext nicht gesperrt gedruckt.

3) Der Ausdruck physiologisch scheint mir hier doch nicht ganz am Platze zu sein, denn die Physiologie ist die Wissenschaft von Naturgesetzen und den aus ihnen zu erklärenden Erscheinungen, speziell der Biologie. Die hier in Frage stehende Verkürzung ist aber dem vorher von HEIDENHAIN aufgestellten Prinzip der ursprünglichen Identität der organischen Radian, einem physiologischen Gesetz, zuwider und hieraus nicht erklärbar.

der Polfäden (Schema Fig. 87 C u. D), welche nachmals während der Telokinese wiederum so weit wie nur irgend möglich zum Ausgleich kommt.“

Falls ich nicht ganz im Irrtum bin, scheint mir auch, daß in Bezug auf die Spannungsverhältnisse im Stadium der chromatischen Muttersternfigur HEIDENHAIN BOVERI's Ausführungen mißverstanden hat. Denn ich glaube mit BOVERI einig zu sein, wenn ich annehme, daß im Monasterstadium zwar eine gewisse Zeit fast völlige Ruhe herrscht, die Spannung aber bis zum Moment des Auseinanderweichens der Tochtersegmente, also bis zum Ende des Monasterstadiums dauernd ansteigt und hier ihren Höhepunkt vor dem plötzlichen Abfall erreicht.

„Fibrillen von gleicher Länge besitzen gleiche Stärke.“ Diese Annahme „involviert den weiteren Satz, daß von zwei verschieden langen Fibrillen die längere weniger kontrahiert ist und demnach . . . . . die stärkere Wirkung auszuüben vermag“<sup>1)</sup>.

„Dieser Moment der Trennung der Tochterelemente . . . . . bezeichnet das Ende der Äquatorialplatte. Die Spindelfasern und die Fibrillen der Polkegel, die bisher beiderseits fixiert und in Spannung<sup>2)</sup> gehalten waren, müssen sich kontrahieren“<sup>3)</sup>. „Am stärksten werden sich die Fädchen der Polkegel kontrahieren“<sup>3)</sup>, weil sie vom „Zustande möglicher Verkürzung“ am weitesten entfernt sind. Daß sie aber in diesem Moment die stärkste Dehnung haben, die überhaupt während der ganzen Karyokinese vorkommt, folgt aus BOVERI's Ausführungen auf S. 787 und 788. Durch die Verkürzung der stärker entwickelten Verbindungfasern zwischen Polen und Chromosomen wird eine gegenseitige Annäherung der beiden Pole und dadurch eine Entfernung von den Ansatzpunkten der cônes antipodes und eine Dehnung derselben bewirkt, durch die ihre Spannung bis zum Maximum im Moment der Trennung der Tochtersegmente ansteigt.

Wenn nun HEIDENHAIN annimmt, „daß das Spiel der Kräfte auf diesem Stadium der Mitose für einige Zeit als völlig ausgeglichen zu betrachten sei“, so ist er zwar ebenso weit gegangen wie BOVERI, aber in entgegengesetzter Richtung.

Ich kann mich also in keiner Beziehung HEIDENHAIN's über

---

1) Zellenstudien, S. 786.

2) Im Urtext nicht gesperrt.

3) l. c. S. 795.

die Struktur des Protoplasmas gewonnenen theoretischen Anschauungen anschließen <sup>1)</sup>).

Aber auch demjenigen, welcher mit HEIDENHAIN nicht übereinstimmen kann, werden die durch seine vortrefflichen Arbeiten erzielten Fortschritte in der Untersuchungsmethode und in der dadurch in so hohem Maße geförderten Kenntnis des Protoplasmas eine reiche Quelle der Anregung und des Nutzens für eigene Untersuchungen sein.

### VIII. Versuch einer vergleichenden Morphologie der Zellteilung.

Vorbedingung für den Beginn der Karyokinese ist die Anwesenheit von zwei Centrosomen. Gewöhnlich — und beim Salamander gilt dies wahrscheinlich für alle Zellen — sind schon während der Zellenruhe die zwei für die nächste Karyokinese bestimmten Centrosomen vorhanden. Das alte Strahlensystem verfällt während der Zellenruhe mehr und mehr der Rückbildung, und mit Beginn der Karyokinese bildet sich um jedes einzelne Centrosom ein neues Strahlensystem. Diese neugebildeten Strahlen sind morphologisch und physiologisch ursprünglich alle von ganz gleicher Beschaffenheit, die Winkel, welche nächstbenachbarte Strahlen miteinander bilden, sind stets gleich. Ist die Länge der Strahlen gleich der halben Entfernung der beiden Centrosomen voneinander geworden, so berühren sich diese beiden Strahlensysteme. Erfolgt ein weiteres gleichmäßiges Wachstum aller Radien derselben, so kommt es zu einem gegenseitigem Druck beider aufeinander, wenn wenigstens den Strahlen die Möglichkeit genommen ist, sich ineinander hineinzuschieben und sich zu durchkreuzen. Wenn nun die Mikrosomen Knotenpunkte eines netzförmigen Fadenwerkes (VAN BENEDEN) sind, so ist eine Durchkreuzung nur bis zu der äußersten, in dem Strahlensystem vorhandenen Mikrosomen-Reihe ohne Zerreißung dieser Querverbindung möglich. Zerreißen also diese Querverbindungen nicht, so müssen die Centren der beiden Systeme sich in dem Maße voneinander entfernen wie die mit der Verbindungslinie derselben zusammenfallenden Strahlen sich verlängern; diese und die ihnen benachbarten werden zugleich die

---

1) Die Differenzen waren größer, als ich anfangs, in meiner früheren kurzen Mitteilung, annahm. (Zur Morphologie der Centralspindel. Diese Zeitschrift, Bd. XXVIII, N. F. XXI, S. 473.)

sein, welche für diese Entfernung der Centren voneinander hauptsächlich die Kraft producieren, welche also für diese erste Funktion am meisten in Anspruch genommen werden.

Mit der vermehrten Inanspruchnahme steigt die Leistungsfähigkeit. Diese Erfahrung kann man bei fast allen Organen des Körpers machen. Erst wenn die Inanspruchnahme über ein gewisses Maß hinausgeht, tritt Ermüdung und Herabsetzung der Leistungsfähigkeit ein. Dasselbe glaube ich auch auf die Organe der Zellen anwenden zu dürfen. Auf die erhöhte Inanspruchnahme reagieren die organischen Radian durch eine erhöhte Leistungsfähigkeit. Es ist nun eine längst bekannte und mit einer großen Zahl von Beispielen belegte Thatsache, daß solche Organe, welche während des Lebens eines Individuums besonders beansprucht werden, bei einer Zahl von Nachkommen vollkommener und stärker angelegt werden, bei denen nämlich, welche infolge davon im Kampf ums Dasein bevorzugt sind, und überleben.

Macht man diese Annahme auch für die organischen Radian, so ist es erklärlich, daß diejenigen Radian, welche mit der direkten Verbindungslinie der beiden Centrosomen zusammenfallen und die ihnen nächst benachbarten unter den gemachten Voraussetzungen in der Folge der Generationen eine höhere Ausbildung erfahren müssen, und eine solche höhere Ausbildung haben sie thatsächlich im Ei von *Ascaris megalocephala* schon gewonnen. Diese Radian, welche die fibres réunissantes bilden, sind es also in erster Linie, deren Wachstum als die Ursache für das Auseinanderweichen der Centren anzusehen ist. Treffen die sich vergrößernden Radianssysteme auf die Kernmembran, so werden diejenigen Radian, welche zuerst dieselbe erreichen, einem Druck ausgesetzt sein und andererseits einen Druck auf die Kernmembran ausüben. Giebt die Kernmembran trotz des Wachstums dieser Strahlen nicht nach, so muß von nun an die Richtung, in welcher die Bewegung der Centren erfolgt, geändert werden. Sie muß nun in der Diagonale des Parallelogramms der Kräfte stattfinden, dessen Seiten gegeben sind in der durch das Wachsen bedingten Expansionskraft einerseits derjenigen Radian, welche mit der Verbindungslinie der beiden Centren zusammenfallen, und andererseits derjenigen, welche auf die Membran getroffen sind. Als der Endeffekt davon ist die Lagerung der Centren bei Beginn der Monasterbildung in der Mitte jeder Zellenhälfte anzusehen. Abgesehen von den durch die Verbindung gewisser Fasern mit Chromosomen bedingten Abweichungen findet sich dieser Vorgang in der annähernd



ursprünglichsten Form im Ei von *Ascaris megalocephala* verwirklicht.

Es ist also die Expansionskraft der aufeinander und auf die Zellmembran treffenden Radian, welche die Wanderung der Pole bis zum Monasterstadium hervorbringt.

In den Zellen des Salamanderhodens, welche ich vorwiegend untersucht habe, verläuft der Vorgang anders. Diese unterscheiden sich auf den ersten Blick von dem Ei des Pferdespulwurms durch das Verhältnis der Masse des Kerns zu der des Zellenprotoplasmas. Die Masse des Kerns hat hier bei weitem das Übergewicht. Beginnen die beiden Centrosomen sich voneinander zu entfernen, so kommt es schon sehr früh zu Verbindungen mit den Elementen des Kernes, mit den Chromosomen, und da ihre Masse eine verhältnismäßig große ist, so ist der Widerstand, welchen sie der Entfernung der Centrosomen durch die mit ihnen gewonnene Verbindung entgegensetzen, ein sehr beträchtlicher. Die Inanspruchnahme derjenigen Radian, durch welche eine Entfernung der Centren verursacht wird, wird infolgedessen eine wesentlich andere sein. Andere Radian sind es hier, welche eine höhere Inanspruchnahme und infolgedessen auch eine höhere Ausbildung erfahren, nämlich diejenigen, welche der Richtung folgen, in welcher die Centren ausweichen würden, wenn sie dem Zuge der zwischen den Polen und den Chromosomen entstandenen Verbindungen nachgeben würden, und diejenigen Radian, welche in der Nachbarschaft der erstgenannten verlaufen.

Lebenswichtige Organe werden in der Ontogenie schon frühzeitig umfangreicher und kräftiger angelegt als minder bedeutungsvolle.

Bevor es hier in den Spermatogonien des Salamanders zur Bildung der phylogenetisch älteren fibres réunissantes kommt, treten schon die Fasern der Centralspindel, entsprechend den durch die Massenzunahme des Kerns umgestalteten Verhältnissen, auf. Diese treffen im Winkel aufeinander, vereinigen sich miteinander in der so charakteristischen Bogenform und übernehmen nun zugleich die einstweilige Funktion der fibres réunissantes und machen ihre Ausbildung entbehrlich. Ob diese überhaupt noch zur Anlage kommen oder nicht, kann nicht entschieden werden, da sie dann von Fasern der sich streckenden Centralspindel nicht abgrenzbar wären; jedenfalls müssen sie erst später unter den ursprünglich nach allen Richtungen gleich ausgebildeten Fasern der beiden

Radiensysteme auftreten, als die Fasern der Centralspindel. Diese Erscheinung würde dann als Heterochronie zu bezeichnen sein.

Phylogenetisch jüngere, neu erworbene Organe kommen in der Ontogenie früher als ältere zur Ausbildung, wenn letztere ihre Bedeutung gegenüber den ersteren, den neuen Verhältnissen besser gerecht werdenden verloren haben und zur Rückbildung kommen.

Daraus erklärt sich die Centralspindel-Entwicklung, wie sie sich bei den Generationen der Spermatocyten vollzieht, welche auf die von mir vorwiegend untersuchten Spermatogonien und die Übergangsformen zwischen Spermatogonien und Spermatocyten folgen.

Von allen um jedes Centrosom entwickelten Fasern werden die, welche später der Centralspindel angehören, zuerst gebildet, noch bevor es zu einer allgemeinen, nach allen Seiten hin gleichmäßig entwickelten Strahlung kommt.

Ja, bei den Spermatocyten, welche der heterotypischen Kernteilungsform angehören, wird die Centralspindel schon zugleich mit der Teilung des Centrosoms angelegt, es besteht eine „primäre Centrodesmose“ (HEIDENHAIN). Ein Stadium, in dem die Strahlung nach allen Richtungen hin um jedes Centrosom gleichmäßig ist, giebt es hier nicht, es wird vollständig übersprungen (ontogenetische Abkürzung). Die Centralspindel bildet sich schon lange, bevor die Mantelfasern auftreten, obgleich diese phylogenetisch als die älteren und ihre Wirksamkeit ursprünglich als die Ursache für die Heranbildung der Centralspindeln anzusehen ist.

Während der Ontogenie des Hodengewebes (Histogenie, Histo-ontogenie) werden von den Generationen der Zellen eine Zahl der Formen wieder durchgemacht, welche in der Reihe der Vorfahren sich von dem zu Anfang dargestellten ursprünglichen Verhalten aus nur langsam entwickelt haben. Die Ureiern ähnlichen Samenzellen sind in ihrer Ontogenie (Cytogenie, Cyto-ontogenie) die primitivsten und vermitteln so einen Vergleich der durch Cänogenien veränderten Entwicklung der späteren Generationen der Spermatocyten mit der des Eies von *Ascaris megalocephala*.

An der Centralspindel treten diese Verhältnisse am deutlichsten hervor. Die Histogenie ist eine Wiederholung der Phylogenie der Gewebe.

Die „primäre Centrodesmose“ ist also meiner Ansicht nach als eine ganz sekundäre Bildung, als eine Cänogenie aufzufassen.

Auch hierin weichen meine Resultate wesentlich von den Anschauungen HEIDENHAIN's ab.

„Die bisherigen Erfahrungen über Karyokinese lehren ganz unzweifelhaft, daß die Centralspindel dort, wo sie vorhanden ist, allmählich hervorwächst aus einer außerordentlich geringen Substanzmasse, welche bei Gelegenheit der Trennung der Centrosomen zwischen diesen erscheint. Ich habe ferner versucht zu zeigen, daß die Centralspindel ihrer ursprünglichen Masse nach sich aus der Substanz der Centrosomen selbst herleitet (Absatz 124), und glaube, daß dieser Nachweis mir gelungen ist. **Centralspindel und Centrosomen bilden mithin der Genese nach ein Ganzes.** Da wir nun in der aus dem Mikronucleus der Infusorien hervorgehenden Spindelfigur eine Centralspindel vor uns haben, so folgere ich, daß die Centrosomen der Metazoen polare (eventuell weiterhin fortentwickelte) Abgliederungen der Spindelfigur des Mikronucleus sind, welche ihrerseits wiederum die Fähigkeit haben, die Mikronucleusspindel, das ist die Centralspindel, aus sich hervorgehen zu lassen“<sup>1)</sup>).

In Absatz 124<sup>2)</sup> heißt es: „Daß aus ihr (aus der Centrosomose) die Centralspindel hervorgeht, halte ich für zweifellos...“ „Es fragt sich nun aber, in welchem Verhältnis diese Masse der Genese nach zu den Centralkörpern steht. Man kann sie von diesen selbst, man kann sie gewiß auch von der Substanz der Astrosphäre, von den inneren Enden der Sphärenstrahlen, herleiten. Ich neige mich der ersteren Ansicht zu und zwar lediglich darum, weil diese Vorstellung sehr einfach ist zu denken, daß bei der Separation zweier Centrosomen sich die in Rede stehende Substanzmasse aus der Masse der Centrosomen in minimaler Menge herauspinnt, und daß sie dann sogleich bis zu dem Umfange anwächst, wie wir ihn in der ruhenden Zelle vor uns haben.“

Ich muß gestehen, daß mir diese Ausführungen HEIDENHAIN's ziemlich unverständlich sind. Am wenigsten aber kann ich in ihnen etwas Beweisendes für die Zusammengehörigkeit von Centrosom, Centrosomose und Centralspindel erblicken, wie ich mir die Sache auch überlegen mag.

In Abschnitt 20 (S. 480) sagt HEIDENHAIN: „Hierüber kann ich sagen, daß in den relativ seltenen Fällen, in denen ich die

---

1) l. c., S. 686.

2) l. c., S. 671.

Centrosomen um eine Strecke von  $1-2\ \mu$  voneinander entfernt vorfand, zwischen beiden ein dunkler Streifen, eine Substanzbrücke sichtbar war, welche ich auf eine Dehnung und ein Wachstum der primären Centrodosome zurückführe. Dieser Streifen ist offenbar die junge Spindelfigur HERMANN's, die Centralspindel, und ich füge hier ausdrücklich hinzu, daß ich an weiter entwickelten Spindelfiguren der Lymphocyten des Salamanders deutlich von Pol zu Pol durchgehende Fasern habe unterscheiden können, daß also jedenfalls eine Centralspindel im Sinne HERMANN's vorhanden sein muß. Mithin ist auch die in der primären Centrodosome enthaltene Substanz nichts anderes als die Materie, aus welcher sich die Centralspindel durch Assimilation, Wachstum und Differenzierung hervorbildet, ja sie ist geradezu die **Anlage der Centralspindel**, welche beim Lymphocyten schon bei der ruhenden Zelle vorhanden ist.“

HEIDENHAIN hat die Entwicklung der Centralspindel an den Leukocyten (um die es sich hier handelt) nicht studieren können, weil es zu schwer ist, „derjenigen frühen mitotischen Prophasen habhaft zu werden, bei welchen die Teilung des Mikrocentrums, das Auseinanderweichen der bereits vorgebildeten Centralkörper, ihre allmähliche Entfernung zur Bildung der Spindelpole statthat“.

Er hat bei Centrosomen, welche  $1-2\ \mu$  voneinander entfernt waren, zwischen beiden einen Streifen, eine Substanzbrücke gesehen und bei entwickelten Spindelfiguren die ohne Zweifel vorhandenen Fasern der Centralspindel. Er hat die Vermutung gehabt, daß die erwähnte Substanzbrücke die Anlage der Centralspindel ist, und mit den ähnlichen, von HERMANN im Hoden von *Salamandra maculosa* gefundenen Bildungen vergleichbar ist. Da er nun ferner glaubt, festgestellt zu haben, daß diese Substanzbrücke aus den Centrosomen hervorgeht oder umgekehrt, so schließt er, daß Centralspindel und Centrosomen im allgemeinen der Genese nach ein Ganzes bilden, und glaubt, daß ihm der Nachweis dafür gelungen sei.

Aus meinen Studien über die Spindelentwicklung glaube ich folgern zu dürfen, daß HEIDENHAIN mit seinen Vermutungen nicht auf dem rechten Wege gewesen ist.

Ich glaube bewiesen zu haben, daß die Centralspindelfasern sich aus bestimmten Gruppen von Strahlen, welche ursprünglich allen anderen um die Centrosomen herum entwickelten Strahlen morphologisch und physiologisch ganz gleich waren, durch höhere

Differenzierung hervorgebildet haben, und daß die Centralspindelentwicklung bei den Spermatocyten von *Salamandra maculosa*, welche der heterotypischen Kernteilungsform angehören — und nur für diese hat dies Giltigkeit — eine cänogenetisch veränderte ist, daß die hier vorhandene primäre Centrodese eine sekundäre Bildung ist, die aber genetisch nichts mit den Centrosomen zu thun hat, sondern wie die Centralspindel der Zellgenerationen, von denen die Spermatocyten abstammen, aus den Strahlen des Radiensystems sich entwickelt hat.

Damit stehe ich also auf einem Standpunkt, der dem HEIDENHAIN's diametral entgegengesetzt ist.

„Die Centralkörper der Zellen der Metazoen sind Neubildungen, welche aus dem Mikronucleus einzelliger Geschöpfe und zwar auf Grund der achromatischen Substanz desselben sich hervorgebildet haben“ . . .<sup>1)</sup>.

„Die aus dem Mikronucleus der Infusorien entstehende Spindel mit durchgehenden Fasern ist identisch mit der Centralspindel HERMANN's“<sup>2)</sup>.

„Die in dem Mikrocentrum der Lymphocyten enthaltene „achromatische“ Substanz, welche eine primäre Centrodese bewerkstelligt und aus sich die Centralspindel hervorgehen läßt, ist gleichwertig mit eben jenen achromatischen Bestandteilen des Mikronucleus der Infusorien, welche bei diesen die Spindel aus sich entstehen lassen“<sup>3)</sup>.

Also die achromatische Substanz, aus der sich die Centralspindel der Metazoen und die Mikronucleusspindel der Infusorien entwickelt, ist nach HEIDENHAIN das Primäre. Alles andere, die Centrosomen, die Fasern des Spindelmantels und die Polstrahlen sind sekundäre Bildungen, die erst „im Laufe der Phylogenese zu jener Zeit erworben worden“ sind, „als der Makronucleus die Lieferung der Chromosomen übernahm“.

HEIDENHAIN hat auch hier wieder eine Zellengruppe zur Grundlage für seine Theorie gemacht, welche eine so einseitig entwickelte, hoch differenzierte ist, wie kaum eine zweite existiert. Die einfacheren Verhältnisse, aus denen sich die des Infusorien-

---

1) l. c. Neue Untersuchungen, S. 692, Absatz 135.

2) l. c., S. 687, Absatz 132.

3) l. c., S. 689.

körpers hervorgebildet haben, sind so gut wie völlig unbekannt; das gilt sowohl für den Kern und Nebenkern, wie für die übrigen Zellorgane der Infusorien. Soviel scheint mir aber sicher zu sein, daß sie als ein der ehemaligen vermutlichen Stammgruppe der Metazoen morphologisch fernstehende ganz eigenartig differenzierte Gruppe der Protozoen anzusehen sind. Die Ausdehnung der in ihnen vorhandenen sekundären Umgestaltungen, Cänogenien und ontogenetischen Abkürzungen entzieht sich im Einzelnen vorläufig jeder Beurteilung, da hier die Genese der einzelnen Zelle (Cyto-Ontogenie) eine sehr kurze und außerordentlich schwer zu untersuchende ist, und eine Histogenese (Histo-Ontogenie), welche dem biogenetischen Grundgesetz zufolge bei den Metazoen Aufschlüsse giebt, für die Infusorien nicht existiert.

Solange aber diese Bedingungen nicht erfüllt sind, müssen die Zellenorgane der Infusorien als zunächst unvermittelt dastehende Bildungen betrachtet werden, die nur innerhalb dieser Zellengruppe selbst verglichen werden dürfen; und es scheint mir jeder Versuch, einen Vergleich weiter auszudehnen, ein verfrühtes Bemühen zu sein. Eine Hypothese zumal, wie die HEIDENHAIN's, welche außerdem noch als Ausgangspunkt eines Vergleiches hoch differenzierte Zellen des erwachsenen Organismus nimmt, und in diesen das höchst differenzierte Organ, die Anlage der Centralspindel, scheint mir keine irgendwie gesicherte Unterlage zu besitzen.

Mikronucleus der Infusorien und Centralspindel sind vorläufig als völlig heterogene Bildungen zu betrachten.

Ob überhaupt der Mikronucleus mit den Centrosomen und den von ihnen ausgehenden Strahlen etwas zu thun hat, ob vielleicht beide gemeinsam ihren Ursprung von einem phylogenetisch viel älteren Organ genommen haben, das noch unbekannt ist, oder nicht, darüber ist vorläufig kaum Auskunft zu geben.

---

Während des Ablaufs der Karyokinese kann man in der Entwicklung des Strahlensystems zwei Perioden unterscheiden.

1) Die Periode der progressiven Entwicklung, des Wachstums (Fig. 54—56 und 58—60, Taf. VIII). Alle Strahlen verlängern sich während derselben und üben, wo sie einem Hindernis begegnen, einen Druck aus. Es gilt dies auch im allgemeinen für die Verbindungsfasern zwischen Polen und Chromosomen, auch sie verlängern sich durch Wachstum

und erreichen im Monasterstadium ihre stärkste Ausbildung. Bis zu diesem Moment findet nur ausnahmsweise eine wirkliche Kontraktion derselben statt. Durch ihr Wachstum allein oder gemeinsam mit dem der übrigen Strahlen wird nach Auflösung der Kernmembran die erste Bewegung der Chromosomen erklärlich, welche nicht durch Zug der an ihnen festgehefteten Fasern verständlich ist, denn sie erfolgt in einer anderen Richtung (Fig. 58—60, Taf. VIII). Die Chromosomen werden durch die sich entwickelnden Strahlen verdrängt und suchen dahin auszuweichen, wo ihnen am wenigsten Widerstand entgegensteht, und so weit, wie sie nicht durch die an ihnen festgehefteten Fibrillen fixiert sind. Am auffälligsten tritt diese Erscheinung in den von HERMANN studierten Spermatocyten hervor, welche der heterotypischen Kernteilungsform angehören.

Hier werden die Chromosomen durch das außerordentlich schnell und kräftig vor sich gehende Wachstum der späteren Mantelfasern ganz an die eine Seite der Zelle gedrängt (Fig. 47, 48, Taf. VII), um erst später nach Beendigung der Ausbildung derselben ihrem durch Kontraktion bewirkten Zuge zu folgen.

Nur dann, wenn die Verlängerung der sich bildenden Mantelfasern nicht gleichen Schritt hält mit der der Centralspindelfasern, kommt von vornherein eine Zugwirkung zustande (vgl. o. Abschnitt III). Es ist das nur ein geringfügiger Unterschied.

Ist die Bewegung der Pole bis zur Mitte jeder Zellenhälfte vollendet und durch die relative oder absolute Verkürzung der Mantelfasern die Bildung der Muttersternfigur vollendet, so folgt nun als Übergang zur zweiten Periode ein lang andauerndes Stadium, welches äußerlich den Eindruck der Ruhe macht, während dessen aber die innere Spannung stetig zunimmt, in erster Linie dadurch, daß die Verbindungsfasern zwischen Polen und Chromosomen, die Mantelfasern, sich immer stärker anspannen.

Im Ei von *Ascaris* führt dies zu einer Wiederannäherung der beiden Pole. Die Fasern der cônes antipodes sind dem auf sie ausgeübten Zug der cônes principaux nicht gewachsen und geben nach, sie werden gedehnt, bis die Spannung derselben genügt, um die Trennung der Chromosomen herbeizuführen. Damit ist der Kulminationspunkt der Karyokinese erreicht. Das ergibt die Darstellung BOVERI's.

Nach den Abbildungen VAN BENEDEN's<sup>1)</sup> will es mir so

---

1) Fig. 1—3, Taf. VI, *Nouvelles recherches*.

scheinen, als ob aber nicht bloß die Pole einander genähert werden, sondern auch die ganze Gestalt der Zelle durch den von den Ansatzpunkten der cônes antipodes an der Zellmembran ausgeübten Zug verändert wird, und ich habe dies übertrieben im Schema Fig. 60 dargestellt. Auch die in der Richtung der Spindelachse einander gegenüberliegenden Teile der Zellmembran werden einander näher gerückt. Die Eizelle wird dadurch breiter wie lang. Es zeigt sich also hier an dem Stützapparat im gleichen Sinne wie in den Hodenzellen des Salamanders eine Aenderung des Verhältnisses von Länge und Breite. Die Gestaltveränderung der Centralspindel, des einem inneren Skelett vergleichbaren Stützapparates der Hodenzellen, ist in Parallele zu setzen zu der der Membran der Eizelle, die einem äußeren Skelett, an das sich von innen die Muskeln anheften, zu vergleichen ist.

Ist die Trennung der Chromosomen vollendet, dann beginnt

2) die Periode der regressiven Entwicklung des Strahlensystems (Fig. 57 u. 61, Taf. VIII). Die größte und wichtigste Aufgabe derselben ist nun erfüllt. Die für diesen Zweck aufgewandte Spannkraft hat ihr Hauptwerk mit der Trennung der gespaltenen Chromosomen gethan.

Die Energie der Lage kann sich in Energie der Bewegung umsetzen: das ganze System der Strahlen, soweit dasselbe kontraktile Eigenschaften hat, zieht sich energisch zusammen.

Im Ei von *Ascaris* werden die Pole durch den Zug der cônes antipodes den Anheftungsstellen derselben genähert und dadurch voneinander entfernt. Die mit ihnen durch die cônes principaux verbundenen chromatischen Segmente werden nachgezogen und, soweit das noch nicht geschehen war, durch Verkürzung derselben den Polen genähert.

Zugleich aber erfolgt die Längsstreckung der Zelle in der Richtung, in der die Pole auseinanderweichen. Die Gestalt der Zellmembran, welche zunächst wieder rund geworden war, wird nun in entgegengesetztem Sinne verändert, als vorher. Die Zelle wird länger als breit, und dies wirkt bei der schnellen Zunahme des Abstandes der beiden Centrosomen mit. Es fragt sich, was als Ursache für diese Gestaltveränderung anzusehen ist.

Auch zur Erklärung dieser Erscheinung scheint mir die Tatsache der Kontraktion des gesamten Radiensystems zu genügen.

Wenn die zur Spindelachse senkrecht von den Polen abgehenden Strahlen, welche sich an die Zellenmembran im cercle sub-



équatorial (Fig. 59—61, Taf. VIII) ansetzen, sich verkürzen, so werden sich die Ansatzpunkte an der Zellmembran einander nähern müssen, und als Folge davon erklärt sich die Veränderung der Gestalt der Zelle (Fig. 61).

Schwierigkeiten macht aber das Verständnis der zugleich damit sich vollziehenden Verschiebung der Ansatzpunkte an der Zellmembran. Wie können die hier in Betracht kommenden Fibrillen auf die Membran einen Zug ausüben, wenn sie in jedem Augenblick ihren Ansatzpunkt wechseln? Darüber habe ich in den Arbeiten VAN BENEDEN'S und BOVERI'S keine Aufklärung gefunden. Hier scheinen mir neue Untersuchungen notwendig zu sein.

Die erste Periode ist die der Expansion, die zweite die der Kontraktion des gesamten Strahlensystems.

Uneingeschränkt gilt dies jedoch nur für einen ursprünglichen Zustand, in dem wirklich alle Strahlen morphologisch und physiologisch ganz gleich beschaffen waren.

Im Ei von *Ascaris* sind die kontraktile Eigenschaften gewisser Fibrillengruppen, der der cônes antipodes und der cônes principaux, zu besonderer Ausbildung gelangt, dank der Möglichkeit, dem Bedürfnis einer Stütze im Moment der stärksten Spannung durch Befestigung der Pole an der Zellmembran gerecht zu werden. Schon in der ersten Periode, in der der Expansion, beginnen sich diese Fasern morphologisch und physiologisch in dieser Richtung zu kennzeichnen.

In den Zellen des *Salamanders* sind die expansiven Eigenschaften gewisser Fibrillengruppen zu besonderer Ausbildung gekommen, derer der Centralspindel, da die Unregelmäßigkeit und Schwäche der Zellmembran eine stützende Fixierung der Pole durch Befestigung an ihr unmöglich machte. Und ihre Wirkungen setzen sich auch in die zweite Periode, in die der regressiven Entwicklung, fort. Die Entfernung der Pole voneinander ist der Effekt ihrer Wirksamkeit.

Ob ähnliches auch für die Polstrahlen gilt, muß fraglich erscheinen. Auch sie wirken während der ersten Periode durch ihre expansiven Eigenschaften und führen so die Orientierung der Spindel in der Mitte der Zelle herbei, also gerade so, wie die Strahlen im Ei von *Ascaris megalocephala*. Ob sich aber die Äußerungen ihrer Expansionskraft auch auf die zweite Periode

erstrecken, oder ob sie hier durch Kontraktion eine Streckung der Zelle in der Richtung der Spindelachse hervorrufen (ähnlich wie dies sich im Ei von *Ascaris* vollzieht), darüber bin ich, wie schon früher erwähnt, im Zweifel geblieben.

Der Verlauf der Kernteilung im Hoden von *Salamandra* und im Ei von *Ascaris* unterscheidet sich darin, daß in den Zellen des ersteren andere Gruppen von Strahlen zu höherer Ausbildung gekommen sind, wie in denen des letzteren.

In keinem Falle aber hat meines Erachtens der Satz von der gleichen Länge und Spannung allgemeine Giltigkeit. Durch die höhere Differenzierung ist eine Verschiedenheit unter den Strahlen im anatomischen Bau und in der physiologischen Beschaffenheit eingetreten. Fasergruppen, welche von untergeordneter Bedeutung waren, sind weniger stark ausgebildet oder, wie in den Zellen des Salamanders z. B. die an die Schleifenschenkel ansetzenden Mantelfasern, rückgebildet worden; andere haben eine um so kräftigere und ihrer Funktion entsprechend höhere Ausbildung erfahren. Am weitesten vorgeschritten sind hierin die Zellen des Salamanders. Den erhöhten Anforderungen, welche die Massenzunahme des Zellkerns stellt, kann so die Zelle trotz der viel geringeren Mittel an Protoplasma material gerecht werden. Nur morphologisch und physiologisch vollkommen gleiche Fibrillen aber haben bei gleicher Länge gleiche Spannung.

Ist die Annahme richtig, daß diesem Zustande der verschiedenen hohen Differenzierung der jetzt lebenden Zellen in der Phylogenie ein anderer vorausgegangen ist, in dem wirklich alle organischen Radian morphologisch und physiologisch völlig gleich waren, so ergibt sich als Vermutung, daß sie auch alle gleichen Ursprungs sind, daß sie alle ausschließlich dem Protoplasma entstammen<sup>1)</sup>. Es ist mir jedoch zur Zeit noch nicht möglich, diese Anschauung durch die nötige Zahl thatsächlicher Belege zu beweisen. Nur gegen einen Einwand, der dieser Auffassung entgegensteht, möchte ich hier noch kurz Stellung nehmen.

Bei vielen Zellen bleibt während eines großen Teils der Spindelentwicklung die Kernmembran bestehen, und die ganze Spindel

---

1) Vergl. VAN DER STRICHT, l. c. p. 176.

(außer den Polstrahlen) liegt während ihrer ganzen Entwicklung innerhalb der Kernmembran<sup>1)</sup>).

Auch bei der Kernteilung im Hoden von Salamandra liegt, wie ich nachgewiesen zu haben glaube, die ganze Spindel (die Polstrahlen ausgenommen) innerhalb der Kernhöhle, und ich vermute, daß dies überall der Fall sein wird. Die Auflösung der Kernmembran erfolgt oft erst sehr spät, bei den Spermatogonien und den Uebergangsformen zu den Spermatocyten viel später und langsamer als bei diesen letzteren. In den Eiern von Triton ist nach den Untersuchungen VAN DER STRICHT's das Verschwinden der membrane achromatique (Fig. 11)<sup>2)</sup> sehr verzögert. Reste derselben bleiben auch im Hoden von Sal. mac. oft bis in das Monasterstadium erhalten.

Die Thatsache, daß die Spindel im Monasterstadium und schon vorher innerhalb des Kerns liegt, beweist aber nichts für die Herkunft derselben. Mir will es scheinen, daß überall da, wo es sich feststellen ließe, daß ihre Entwicklung vom ersten Beginn an innerhalb der allseitig geschlossenen Kernmembran sich vollzieht, oder wo gar die Centrosomen von Anfang an im Kern liegen, wie in den von BRAUER untersuchten Zellen, sekundäre Veränderungen, Caenogenien, vorliegen<sup>3)</sup>).

### Schluß.

Am Ende meiner Ausführungen angelangt, gebe ich gern und dankbar über den Einfluß und die reiche Anregung Rechenschaft, welche ich durch die grundlegenden und bis auf den heutigen Tag auf diesem Gebiet als unübertroffene Muster dastehenden Arbeiten VAN BENEDEN's und BOVERI's empfangen habe. Namentlich werden mir die Untersuchungen des letzteren stets ein glänzendes Vorbild für die Durcharbeitung und Verwertung gemachter Beobachtungen bleiben. Seine Ideen haben auch den Gang meiner Untersuchungen in erster Linie geleitet. Wenn es mir gelungen sein sollte, etwas zur Klärung der behandelten Fragen beizutragen, so ist das vor allem auf diesen Einfluß zurückzuführen.

---

1) O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe, Jena 1893, S. 163.

2) l. c. S. 175.

3) Vergl. M. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen, S. 683, Absatz 130.

Mein hochverehrter Lehrer und Chef Herr Hofrat Prof. Dr. FÜRBRINGER hat auch bei dieser Arbeit mich in der liebenswürdigsten Weise mit seinem bewährten Rat unterstützt, namentlich bin ich ihm aber durch seine beständige Anregung zur Kritik der eigenen Beobachtungen und der Deutung derselben zum größten Danke verpflichtet.

Jena, den 24. Juli 1894.

---

### Erklärung der Abbildungen.

---

ZEISS apochromatisches Objektiv 1,30 Apertur, homogene Immersion, Kompensations-Okular VI, VIII, XII und achromatisches Objektiv. Homogene Immersion N. A. 1,20. Huygh Okulare III, IV.

Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des Zeichenprismas angefertigt. Der Abstand des Zeichenbrettes vom Prisma schwankte je nach der Höhe des Okulars zwischen 31 und 33 cm.

#### Tafel IV.

Fig. 1. Eine zwischen Spermatogonien und Spermatocyten stehende Zelle. Innerhalb der Sphärenhülle, welche ungefähr in der Mitte der größten Protoplasma-Ansammlung liegt, befinden sich zwei getrennte Centrosomen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 2. Die Sphärenhülle einer ähnlichen Zelle. Dieselbe ist stellenweise unterbrochen und durch die Lücken treten Strahlen aus dem Innern in das umliegende Protoplasma. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 3. Eine ähnliche Zelle. Von der Sphärenhülle aus gehen Strahlen in das Zellenprotoplasma, ohne daß dieselben Zusammenhang mit den Centrosomen hätten. Auch hier zeigt die Sphärenhülle Unterbrechungen, sie liegt ungefähr in der Mitte der größten Protoplasma-Ansammlung. (Vergr. 1 : 1100.)

Fig. 4. Eine ruhende Zelle aus einem Ei von *Triton alpestris* im Stadium der Gastrulation. Der Lochkern ist im optischen Querschnitt gezeichnet, an der einen Seite desselben befinden sich die beiden völlig getrennten Centrosomen, das eine wird durch das andere verdeckt; nur das obere ist gezeichnet. Auf den Radien ist sehr deutlich eine konzentrische Reihe von Mikrosomen zu erkennen. Die Radien endigen zum Teil an der Zellmembran, zum Teil an der Kernmembran, zum Teil frei im Protoplasma. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 5 stellt gleichfalls eine Zelle aus dem Ei von *Triton alpestris* dar. Die eine Hälfte des Lochkerns ist gezeichnet, die beiden Centrosomen decken auch hier einander, nur eins von ihnen ist gezeichnet. Die von denselben ausgehenden Strahlen endigen zum Teil an der Kernmembran, alle übrigen frei im Protoplasma zwischen den dasselbe erfüllenden Dotterkrystalloiden. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 6. Eine gleiche Zelle, deren Kern wurstförmig bis gelappt ist. (Vergr. 1 : 970.)

Fig. 7. Aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Beginn der Karyokinese. Die Sphärenhülle ist gesprengt. Die beiden nicht durch eine Centrotosome miteinander verbundenen Centrosomen liegen getrennt im Protoplasma, ihre Entfernung voneinander hat begonnen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 8. Ein gleiches Stadium. Der Schnitt ist zwischen beiden Centrosomen mitten durchgefallen. Der größere Teil des Kerns, welcher sich im Stadium des lockeren Knäuels befindet, ist abgehoben worden und befindet sich im daneben liegenden Schnitte der Serie. Nur das Polfeld ist zurückgeblieben. Dasselbe liegt um fast  $90^\circ$  zur Lage der Centrosomen verschoben. Die Sphärenhülle ist gesprengt, es beginnt sich eine Strahlung um die Centrosomen zu bilden. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 9. Eine Zelle in dem gleichen Stadium. An dem linken Centrosom sind noch die Reste der Sphärenhülle sehr deutlich zu erkennen, rechts sind dieselben schon zum Schwund gekommen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 10. Die Auflösung der Kernmembran beginnt. Einige Fasern der späteren Centralspindeln sind im Winkel aufeinander getroffen und haben sich bogenförmig verbunden. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 11. Ein ähnliches, etwas jüngeres Stadium. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 12. Entwicklung der Spindel in einer Zelle aus dem Ei von *Triton alpestris*. Die Kernmembran ist völlig aufgelöst, die Dotterkrystalloide haben sich zwischen die Chromosomen hineingedrängt, nicht ein einziger der von den Polen ausgehenden Strahlen ist bis zur Zellenmembran zu verfolgen. (Vergr. 1 : 970.)

Fig. 13. Aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Es sind Verbindungen zwischen Chromosomen und Polen (Mantelfasern) vorhanden, zwischen den Polen spannt sich die nach der Seite hin, an welcher die meisten Chromosomen liegen, am stärksten gebogene Centralspindel. Die Kernmembran ist nur an der Seite, an welcher die Spindelanlage liegt, vollständig aufgelöst. Die Chromosomen liegen frei in der Kernhöhle (Seitenansicht der Centralspindel). (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 14. Polaransicht eines gleichen Stadiums. Vom Centrosom aus divergieren die späteren Mantelfasern zu den Chromosomen hin, welche sonst frei in der Kernhöhle liegen. (Vergr. 1 : 1850.)

## Tafel V.

Fig. 15. Ein gleiches Stadium wie das vorige aus dem Ei von *Triton alpestris*. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 16. Aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Entwicklung der Centralspindel von vorne gesehen. Das eine höher gelegene Centrosom ist durch den Schnitt gerade noch abgehoben worden. Die in der Kernhöhle freiliegenden Chromosomen haben Verbindung

mit den Polen durch die in Bildung begriffenen Mantelfasern gewonnen. Ihre frühere unregelmäßige Lagerung zum Polfeld ist durch den Zug derselben gestört worden. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 17. Ansicht einer in Entwicklung begriffenen Centralspindel, von der Seite und von vorn. Die Centralspindel ist hier auffallend kurz und breit, vielleicht ist als Ursache davon der den Polstrahlen durch die Gestalt der Zellmembran geleistete Widerstand anzusehen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 18. Fast reine Seitenansicht einer Spindelentwicklung. Die Centralspindel ist hier auffallend schlank, die Entfernung der Pole sehr groß im Vergleich zu anderen, im gleichen Stadium befindlichen Zellen (vergl. Fig. 17). (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 19. Ein ähnliches Stadium. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 20. Rückansicht einer seitlich von den Chromosomen gelegenen jungen Centralspindel. Das rechts unten gelegene Centrosom liegt bedeutend tiefer im Schnitt wie das andere. Zu den ersteren konvergieren absteigend die Fasern der Centralspindel. Die Mantelfasern sind zum Teil im Querschnitt getroffen. Solche quer geschnittene, durch zwei zu einem Bündchen vereinigte stärkere Fasern gebildete Verbindungen zwischen Pol und Chromosom sind namentlich am links oben gelegenen Pol zu erkennen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 21. Spindelentwicklung von der Seite und vorne gesehen. Unter den Centralspindelfasern sieht man hier vielfach unregelmäßige Krümmungen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 22. Seitenansicht eines vorgerückten Stadiums der Spindelentwicklung. Die Kernmembran ist hier völlig aufgelöst. Die Biegung der Centralspindel nach der Seite zu, nach der die meisten Chromosomen liegen, tritt hier besonders deutlich hervor. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 23. Ein ähnliches Stadium vom Pol und etwas von vorne gesehen. Die Chromosomen sind schon um die Centralspindel herum gezogen worden und beginnen sich in der Äquatorialebene anzuordnen. Zu jedem derselben erkennt man eine vom Pol aus verlaufende Mantelfaser. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 24. Ein ähnliches Stadium von der Seite gesehen. Einige über und unter der Centralspindel gelegene Schleifen sind durch den Schnitt entfernt oder nicht gezeichnet worden. Die Centralspindel hat ihre Krümmung verloren und eine regelmäßige schlanke, nach allen Seiten hin ziemlich gleichmäßig entwickelte Gestalt angenommen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 25. Ein ähnliches Stadium. Die Centralspindel ist hier zum Teil durch darüber gelegene Chromosomen verdeckt. Man sieht hier sehr deutlich zu einigen von den beiden Polen aus Mantelfasern herantreten, welche noch nicht völlig gestreckt sind. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 26. a) Polaransicht eines Stadiums, welches kurz vor der Vollendung der regelmäßigen Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte steht. Die 12 vom Pol abgehenden Mantelfasern sind unten noch dichter gedrängt als oben. b) Ein durch die Äquatorialebene derselben Zelle gelegter optischer Querschnitt. In der

Mitte sind die auf einen runden Bezirk regelmäßig verteilten Querschnitte der Centralspindelfasern gezeichnet. Um dieselben herum liegen in einem freien, von Zellsaft erfüllten Raume (Kernhöhle) die Chromosomen. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 27. Ein nicht ganz senkrecht zur Spindelachse getroffener Querschnitt durch eine noch nicht ganz regelmäßig gebildete Äquatorialplatte. Die Fasern der Centralspindel stehen auch hier ziemlich regelmäßig auf dem Querschnitt derselben verteilt, sie sind zu kleineren Gruppen vereinigt. An der einen Seite der Centralspindel sind in der Kernhöhle die Querschnitte der Mantelfasern zu erkennen. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 28. Ein ausgebildetes Monasterstadium. Die Polstrahlung hat hier ihre stärkste Entwicklung erreicht, sie ist jedoch an beiden Polen nicht ganz gleichmäßig entwickelt. Die Spindelachse liegt in der Mitte der Zelle. Die von den beiden Polen zu den Chromosomen ziehenden Mantelfasern sind über der Centralspindel straff angespannt. Die Centralspindel hat eine breitere Form erhalten. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 29. Querschnitt durch einen Monaster im Moment der Trennung der gespaltenen Chromosomen. Bei den meisten ist die Trennung schon vollzogen, an einigen liegen die Tochtersegmente noch mit einander verbunden. Sämtliche Chromosomen liegen in der Kernhöhle um den Querschnitt der verbreiterten Centralspindel angeordnet. Die Fasern der Centralspindel sind in der Mitte auseinandergerückt und haben sich an der Peripherie zusammengedrängt, zum Teil sind sie zwischen den Chromosomen nach außen getreten. (Vergr. 1 : 1350.)

#### Tafel VI.

Fig. 30. Eine Zelle im Monasterstadium aus dem Ei von *Triton alpestris*. Die Polstrahlen gehen hier nicht bis zur Zellmembran, infolgedessen ist auch die Orientierung der Spindelachse in einer durch die Mitte der Zelle gehenden Linie nicht genau (vgl. Fig. 12, Taf. IV). Die Fasern des Spindelmantels bestehen hier aus einer vom Pol zum Schleifenwinkel verlaufenden starken, von einer besonderen Hülle, welche zu beiden Seiten derselben als Kontur sichtbar ist, umgebenen Faser und einer variablen Anzahl meist nicht sehr stark ausgebildeter, zu den Schleifenschenkeln herantretender Fibrillen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 31. Aus dem Ei von *Triton alpestris*. Die Trennung der Schleifen ist vollzogen, zugleich hat die Spindel eine schlankere Gestalt angenommen (vergl. Fig. 30). (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 32 und 33. Aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Hier tritt das Verhältnis von Länge und Breite der Centralspindel während des Monasterstadiums und des Dyasterstadiums sehr deutlich hervor. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 34. Querschnitt durch eine entwickelte Spindel aus dem Ei von *Triton alpestris*. An der einen Seite der Centralspindel zwei im Schnitt getroffene Chromosomen, auf der anderen Seite sind Querschnitte von Mantelfasern zu erkennen. (Vergr. 1 : 1350.)



Fig. 35. Monasterstadium aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. An der Polstrahlung sind konzentrische Reihen von Mikrosomen zu erkennen. Einige der Polstrahlen, welche ungefähr senkrecht zur Spindelachse von dem Pole der Zellmembran verlaufen, treten besonders deutlich hervor. Das Centrosom ist senkrecht zur Spindelachse verbreitert. Die Chromosomen liegen in der vielfach gebuchteten, unregelmäßig gestalteten Höhle mit dem Pole durch die Fasern des Spindelmantels verbunden, von denen zwei zu einem Bündchen verbundene starke Fibrillen an den Schleifenwinkel herantreten. Die übrigen Fibrillen, welche sich an die Schleifenschenkel ansetzen, sind sehr zart. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 36. Karyokinese einer Follikelzelle, kurz vor der vollständigen Ausbildung des Monasterstadiums. Vier Schleifen sind nur jede mit einem Pol in Verbindung getreten und liegen demselben ziemlich dicht an, nur einseitig durch eine Mantelfaser fixiert. (Vergr. 1 : 1350.)

Fig. 37. Schematische Zeichnung des Verhältnisses der karyokinetischen Spindeln und der Centrosomen zur Kernmembran, wenn der Platz für die Ausbildung einer Polstrahlung zu beschränkt ist. Die Centrosomen haben an der Stelle, wo sie der Membran anliegen, dieselbe nach außen vorgebuckelt. Die Zeichnung *a* ist mit Hilfe des Zeichenprismas den Konturen nach genau angefertigt. (Vergr. 1 : 1100.) (Vergl. S. 279, <sup>2</sup>.)

Fig. 38. Monaster aus einem Ei von *Triton alpestris*. Die Polstrahlen des einen Poles erreichen die Zellmembran, die anderen endigen ganz frei zwischen den Dotterkrystalliden. Die ganze Spindel liegt in der einen Hälfte der Zelle nach dem ersten Pol zu verschoben. (Vergr. 1 : 970.)

Fig. 39. Aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Endstadium der Karyokinese. Die Chromosomen, welche noch die Anordnung zum Polfeld zeigen, sind in Auflösung begriffen. Die Kernmembran hat sich gebildet. Zwei Centrosomen liegen am Polfeld völlig getrennt nebeneinander im Protoplasma, das noch Spuren einer feinen Strahlung erkennen läßt. Der Kern ist nur zum Teil im Schnitt getroffen. (Vergr. 1 : 1850.)

Fig. 40. Ein gleiches Stadium in etwas anderer Ansicht vom Polfeld aus gesehen mit einer sehr entwickelten Strahlung im Protoplasma. (Vergr. 1 : 1850.)

#### Tafel VII<sup>1)</sup>.

Comp. Oc. XII, Apochrom. 1,30, Apertur, homogene Immersion. (Vergr. 1 : 1850.)

1) Die Figuren dieser Tafel machen einen etwas schematischen Eindruck. Es handelt sich hier um die Wiedergabe von Gebilden, die zum Teil auf der Grenze der Sichtbarkeit stehen. Die konzentrischen Ringe um das Centrosom zum Beispiel, welche sich nur dem geübten Auge in einzelne aneinander gereihte Mikrosomen auflösen, machen be-

Fig. 41. Spermatogonienähnliche Zelle aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*. Ungefähr in der Mitte der größten Protoplasmanhäufung befinden sich zwei (nur eins ist gezeichnet, das andere wird bei tieferer Einstellung sichtbar) Centrosomen, um die sich eine die ganze Zelle durchziehende Strahlung entwickelt hat. Auf den Radien sind 9 annähernd konzentrische Reihen von Mikrosomen zu erkennen. Innerhalb der den beiden Centrosomen gemeinsam angehörigen Reihen befinden sich zwei, jedem Centrosom getrennt zukommende. In der dritten von innen her gerechneten Mikrosomenreihe sind die Zellmikrosomen miteinander in quere Verbindung getreten und zum Teil schon fest verschmolzen. Ähnliches wiederholt sich bei einer Reihe von anderen Mikrosomenreihen. Der Kern ist an die eine Seite der Zelle gedrängt und von dem Strahlensystem an der einen Seite eingebuchtet worden.

Fig. 42. Zwei Centrosomen mit ausgebildeter Sphärenhülle. Die Beschaffenheit des Protoplasmas ist nur nach der einen Seite hin gezeichnet. Die Zelle, nach welcher die Zeichnung angefertigt ist, befindet sich auf einem etwas späteren Stadium wie die in Fig. 41 dargestellte.

Fig. 43. Eine zwischen Spermatogonien der ersten Generation und Spermatozyten stehende Zelle mit zwei Centrosomen neben dem ruhenden Kern. Jedes der Centrosomen ist von einer getrennten Sphärenhülle umgeben. Vom Kern ist nur ein kleines Segment im Schnitt getroffen.

Fig. 44. Eine der heterotypischen Kernteilungsform angehörige Spermatozyte im Stadium des lockeren Knäuels vor Beginn der Karyokinese. Von den beiden neben dem Kern im Protoplasma gelegenen Centromen ist nur das eine gezeichnet, das andere ist verdeckt, um dasselbe hat sich nach der einen Seite hin eine Strahlung im Protoplasma entwickelt. Auf den Radien sind mehrere konzentrische Mikrosomenreihen zu erkennen.

Fig. 45. Eine ähnliche Zelle wie die in Fig. 43 dargestellte im Stadium des lockeren Knäuels. Beide Centrosomen haben bereits Verbindung mit den Chromosomen gewonnen, nachdem die Kernmembran an der Seite, wo dieselben dem Kern anliegen, aufgelöst worden ist.

Fig. 46. Spindelentwicklung in einer spermatogonienähnlichen Zelle von ungewöhnlicher Größe. Die Polstrahlung ist ganz besonders stark entwickelt und hat zu einer außerordentlich weitgehenden Durchkreuzung der Radien geführt. An der Zelle ist deutlich eine lockerer gebaute Rindenzone zu unterscheiden, durch welche die Pol-

---

greiflicherweise der Darstellung große Schwierigkeiten. Zeichnungen können immer nur eine sehr unvollkommene und bis zu einem gewissen Grade schematische Wiedergabe dessen sein, was in den Präparaten sichtbar war. Die Lithographie entspricht insofern den Originalen nicht vollkommen, als in diesen die Strukturen des Protoplasmas weniger grob und matter ausgeführt waren.

strahlen nicht hindurchgehen. Dieselben endigen meist in einer dichteren Anhäufung von Zellfäden, welche diese Rindenschicht von der übrigen Zelle abgrenzt. In dieser Schicht der dichten Protoplasmafäden findet man Querverbindungen zwischen den Mikrosomen der Polstrahlen besonders deutlich ausgebildet.

Fig. 47. Eine der homoeotypischen Kernteilungsform angehörige Spermatocyte mit einer jungen in Entwicklung begriffenen Centralspindel. Die Chromosomen werden auch hier von den in Bildung begriffenen Mantelfasern an die Seite der Zelle gedrängt. Dies ist aber nicht so ausgeprägt wie bei den Zellen der heterotypischen Kernteilungsform. Eine solche ist in

Fig. 48 ungefähr im gleichen Stadium dargestellt.

Fig. 49. Eine zwischen Spermatogonien und Spermatocyten stehende Zelle. Querschnitt durch die Äquatorialebene. Die Chromosomen sind gestreckt und beginnen nach dem Pol auseinanderzuweichen. Der in ihrer Mitte gelegene Querschnitt der Centralspindel zeigt wieder eine regelmäßige Verteilung der Fasern und eine geringere Ausdehnung wie in Fig. 29 (vgl. o.).

Fig. 50. Eine gleiche Zelle in seitlicher Ansicht, in etwas vorgerückterem Stadium. An den Polstrahlen sind beiderseits konzentrische Reihen von Mikrosomen zu erkennen. Die Längsstreckung der Zelle in der Richtung der Spindelachse ist eingetreten.

### Tafel VIII.

#### Schemata.

Fig. 51 und 52. Ruhende Zellen. In Fig. 51 hat das um das innerhalb der Sphärenhülle gelegene Centrosom centrierte Radiensystem die Gestalt des Kerns beeinflusst, denselben von einer Seite her komprimiert. Das Wachstum desselben ist als die Ursache seiner seitlichen Lage in der Zelle und seiner eingebuchteten Gestalt anzusehen. Für die Veränderung, welche das Radiensystem in Fig. 52 erlitten hat, wurde ein vom Kern auf dasselbe durch das Bestreben, wieder seine ursprüngliche kugelige Gestalt anzunehmen, ausgeübter Druck angenommen.

Fig. 53 bis 57. Seitliche Ansichten der Spindelentwicklung der Zellen von *Salamandra maculosa*.

Fig. 53 u. 54. Stadium des lockeren Knäuels, in Fig. 53 atypische, in Fig. 54 typische Lage des Polfeldes zu den Centrosomen. Die Sphärenhülle ist gesprengt, unter den ursprünglich um jedes Centrosom gleichmäßig nach allen Richtungen entwickelten Strahlen beginnen die Gruppen der Mantelfasern und die der späteren Centralspindel deutlicher hervorzutreten.

Fig. 55. Die Differenzierung der Mantelfasern, Centralspindelfasern und Polstrahlen ist vollendet. Die sich entwickelnde Centralspindel liegt an der einen Seite der Chromosomen und zeigt die ihrer Belastung entsprechende charakteristische Krümmung ihrer Gestalt.

Fig. 56. Monasterstadium im Moment der höchsten Spannung. Die Fasern der nun drehrunden Centralspindel sind infolge des von

den Polen aus auf sie durch die Spannung der Mantelfasern ausgeübten (polaren) Druckes stark gekrümmt.

Fig. 57. Diese Krümmung hat sich nach erfolgter Trennung der gespaltenen Chromosomen bedeutend vermindert. Die breite kurze Gestalt der Centralspindel hat sich durch die Elasticität ihrer Fasern in eine gestrecktere umgewandelt, nachdem der polare Druck aufgehört hat.

Fig. 58—61. Die den Fig. 54—57 entsprechenden Stadien der Spindelentwicklung im Ei von *Ascaris megalocephala* nach VAN BENEDEN und BOVERI. *c. p.* = cercle polaire. Diese Linie begrenzt den Bezirk, innerhalb dessen sich die Fasern der cônes antipodes an die Zellmembran ansetzen. *c. s. e.* = cercle subéquatorial. Diese Linie markiert an der Eihaut die Grenze zwischen denjenigen Strahlen des Radiensystems, welche frei endigen und denjenigen, welche bis zur Zellmembran reichen und sich an ihr festheften.

Fig. 62—65. Querschnitte durch die aufeinander folgenden Stadien der Spindelentwicklung im Hoden von *Salamandra maculosa* zur Veranschaulichung der Umgestaltung der Kernhöhle und ihres Verhältnisses zur Centralspindel und den Chromosomen.

Fig. 66. Querschnitt der Äquatorialplatte im Ei von *Ascaris megalocephala*. Die Anordnung der Chromosomen erklärt sich aus dem Fehlen einer Centralspindel.

---

# Ueber den Lippensaum beim Menschen, seinen Bau, seine Entwicklung und seine Bedeutung.

Von

Otto Neustätter.

Hierzu Tafel IX.

---

## I. Einleitung.

Über den Gegenstand, mit welchem sich die vorliegende Arbeit beschäftigt, sind zwar bereits einige kleinere Arbeiten erschienen, aber ihre Ergebnisse haben nur in einzelnen anatomischen Werken Aufnahme gefunden; in der Mehrzahl der letzteren und gerade in den meist verbreitetsten sind dieselben nicht angeführt; danach ist es auch nicht zu verwundern, daß dieselben noch nicht zu allgemeinerer Kenntnis durchgedrungen sind.

Liest man nun diese in der Hauptsache überall gleichmäßig wiederkehrenden Angaben „über das Lippenrot“ durch, so bekommt man den Eindruck, als ob die Verhältnisse an dieser Partie sehr einfach und über allen Zweifel klar lägen und andererseits gar nichts Interessantes darböten. Beide Anschauungen sind irrig und beruhen eben auf dem Mangel an eingehenderer Kenntnis der Thatsachen; je länger man sich mit diesem merkwürdigen Mittelding zwischen Schleimhaut und äußerer Haut, mit seiner Bedeutung und Entstehung und namentlich mit der Vergleichung desselben mit entsprechenden Partien der Tierlippen befaßt, desto reger wird das Interesse, desto mehr Fragen tauchen auf, die be-

antwortet sein wollen, und desto mehr Beziehungen zu anderen Verhältnissen müssen in den Kreis der Beobachtung gezogen werden. Leider war es mir nicht vergönnt, die vergleichend-anatomischen Thatsachen schon jetzt mit in die Arbeit aufzunehmen: die Lippen von Chimpanse, Orang (von denen mir Herr Prof. ROSENTHAL in Frankfurt a. M. Stücke zur Verfügung übergab, wofür ich meinen besten Dank hier nochmals ausspreche) und Gorilla waren eigentlich in die Beobachtung mit einzuziehen; die Exemplare, die ich bearbeitete, erwiesen sich aber als bereits maceriert, so daß man nichts mehr mit Sicherheit über sie aussagen kann; auch das mir von Herrn Prof. HERTWIG in liebenswürdigster Weise überwiesene Material zeigte leider größtenteils ähnliche Schäden, und so mußte ich die beabsichtigte vergleichend-anatomische Schilderung der Verhältnisse des Lippensaumes einstweilen noch aufschieben und mich auf die Betrachtung des Lippensaumes beim Menschen, mit besonderer Berücksichtigung der von den späterhin zu erwähnenden Autoren bereits gegebenen Schilderungen, beschränken. Wie ich zu zeigen hoffe, bietet sich schon dabei genug des Interessanten, und leider muß ich gleich beifügen, daß es noch nicht möglich war, alle dabei auftauchenden Streitfragen endgiltig zu lösen.

Bevor ich nun auf die Sache selbst eingehe, und bevor ich namentlich die Litteratur genauer anführe, erscheint es mir angezeigt, zwei Dinge vor auszuschicken. Erstlich habe ich die Bezeichnung Lippensaum gewählt, die bisher nicht allgemein üblich war; sie bedarf der Definition und der Rechtfertigung. Zweitens dürfte es zur Orientierung über die zu beantwortenden Fragen gut sein, eine ganz kurze Schilderung des Lippensaumes vor auszuschicken; die allenfallsigen Wiederholungen werden, denke ich, durch die Vorteile, die sich für den klaren Überblick über die aus der Litteratur beigezogenen Stellen dadurch ergeben, ziemlich wieder ausgeglichen.

Als Lippensaum soll derjenige Teil der Lippenoberfläche bezeichnet werden, welcher sich zwischen behaarte Haut und Schleimhaut einschiebt. Ihn als die Partie zu bezeichnen, welche von der Grenze der äußeren Haut bis zur Schlußlinie der Mundspalte reicht, also als den roten Saum, welcher die Mundlinie umgiebt, ist zwar anschaulicher, aber nicht so korrekt. Denn die Schlußlinie der Lippen ist sehr variabel; schon das Ausfallen einiger Zähne genügt, um sie zu verschieben, außerdem erleidet sie mit dem vorrückenden Alter eine Verschiebung nach der Hautgrenze zu durch das Dünnerwerden und Nachhintensinken der Lippen

und schließlich ist sie von dem festeren oder leichteren Verschluß des Mundes abhängig. Die Bezeichnung Lippenrot aber läßt sich beim Vergleich der Tierlippen absolut nicht beibehalten; ja selbst beim Menschen läßt sie sich nur anwenden, solange man von den nicht dunkel pigmentierten Rassen spricht. Die noch weit verbreitete Anschauung, als ob die Neger grell-rote Lippen hätten, ist nämlich falsch, ihr Lippensaum ist schwarz und geht mit ziemlich scharfer, nur gegen die Mitte hin etwas stärker gezackter Grenze in das frische Rot der Schleimhaut über. Ich selbst hatte Gelegenheit, die irrige Ansicht zu korrigieren durch Beobachtungen an der im Winter 1893 aus Dahomey hier eingeführten Amazonentruppe. Einige Monate danach stellte Dr. STUHLMANN zwei Akka-Zwerginnen hier vor und machte besonders darauf aufmerksam, daß bei diesen der Lippensaum nur leicht hellbraun pigmentiert ist, so daß sich ein leicht roter Farbenton dazwischen mischt. Es wurde gleichzeitig die Bemerkung eingeworfen, daß die gewöhnlichen Abbildungen von Negern mit brennend roten Lippen vollständig falsch seien, vielmehr diese Zone sehr dunkel, fast so wie die umgebende Haut pigmentiert sei. Da man also nicht einmal beim Menschen im allgemeinen von einem Lippenrot oder einem „roten Saum“ sprechen kann, viel weniger aber noch, wenn man die Betrachtung dieser Partie auch auf die Tiere ausdehnt, bei denen fast in allen Fällen eine mehr minder starke Pigmentierung bis zur Mundspalte reicht, so dürfte es am besten sein, in Zukunft sich der vollständig neutralen Bezeichnung Lippensaum zu bedienen.

Betrachtet man nun diesen Lippensaum bei einem Erwachsenen, so erscheint er als eine glatte, haarlose, nicht glänzende Hautpartie, die bei den weißen Rassen durch ihre rote Farbe sich von der Nachbarschaft scharf abhebt. Während nun beim Erwachsenen die ganze Fläche beim ersten Anblick ein einheitliches Aussehen darbietet, fällt Einem beim Neugeborenen eine scharfe Trennung in eine äußere und innere Zone auf. Trotzdem diese Erscheinung sehr in die Augen springend ist, ist sie doch ziemlich unbekannt. Die äußere Zone zeigt etwa die Beschaffenheit, wie später der ganze Lippensaum, die innere dagegen, die über das Niveau der äußeren hervorragt, sieht fast vollständig wie die Schleimhaut der Lippen aus. Das Verhältnis der Breite beider ist so, daß die äußere schmaler als die innere ist, in Zahlen ausgedrückt, sich etwa wie 2 : 3 verhält. Die absolute Breite des Lippensaumes beim Neugeborenen schwankt etwa zwischen 2,5 bis

5,0 mm, mit dem Kaliber gemessen. Über die Fläche ist eine Messung nicht gut möglich, da die Partie zu nachgiebig ist.

Das mikroskopische Bild eines Sagittalschnittes durch die Lippe ergibt als hauptsächliche Differenz der beiden Zonen: ziemlich niederes Epithel an der äußeren, hier zugleich niedere Papillen; hohes Epithel und hohe Papillen an der inneren. Haare und Drüsen fehlen in beiden.

## II. Befunde anderer Autoren.

Sehen wir nun zu, was die einzelnen Autoren Eingehenderes über die beiden Zonen verzeichnen oder auch nicht verzeichnen. GEGENBAUR <sup>1)</sup> schreibt in seinem Lehrbuch der Anatomie des Menschen: Die Schleimhaut der Mundhöhle beginnt am roten Lippenrande, wo sie mit der äußeren Haut zusammenhängt. . . Die Papillen der Mundschleimhaut sind am stärksten am Lippenrande, wo sie ein reicheres Netz von Blutgefäßen führen. Hierzu giebt er eine etwas schematisierte, aber gute Abbildung von drei solchen Papillen mit injizierten Gefäßen nach TOLDT, die auch in verschiedenen anderen Werken wiederkehrt: Ein von einem weitmaschigen Venennetz umsponnenes Arterienstämmchen dringt bis in die Kuppe der Papille vor, die selbst das Epithel in  $\frac{3}{4}$  seiner Dicke durchsetzt. Diese Abbildung findet sich auch in QUAIN's Elements of Anatomy <sup>2)</sup>; die Beschreibung des Lippensaumes ist hier folgende: The free border of the lips is protected by a dry mucous membrane which becomes continuous with the skin, is covered with numerous minute vascular papilles and is highly sensitive. In some of this papilles nerve-end-bulbs approaching in character to tactile-corpuscles are found. Die Bezeichnung „trockne Schleimhaut“ giebt ein sehr gutes Bild von dem makroskopischen Charakter des Lippensaumes.

Neben sehr ausführlichen Bemerkungen über die Morphologie der Lippen, wie sie in keinem deutschen Werke auffallenderweise zu finden sind, geben CRUVEILHIER <sup>3)</sup> in seiner Anatomie descriptive und SAPPEY <sup>4)</sup> in seinem Traité d'anatomie descriptive folgende Schilderungen des Lippensaumes. Zunächst CRUVEILHIER:

---

1) 1, p. 445—446. Bezüglich der Nummern cf. „Litteratur“ am Ende.

2) 2, Bd. II, p. 544.

3) 3, Bd. III, p. 204 ff.

4) 4, Bd. III, p. 19 ff.



Cette membrane (muqueuse) revêt le bord libre des lèvres en sorte que, par une exception rare dans l'anatomie, une partie de cette muqueuse est en contact habituel avec l'air extérieur. Son adhérence n'est intime qu'au niveau de ce bord libre. Diesen freien Rand bezeichnet CRUVEILHIER: comme renversé surtout à la lèvre inférieure. SAPPEY äußert eine bemerkenswerte Ansicht über das Zustandekommen der roten Farbe des Lippensaumes: La teinte rouge des lèvres ne dépend donc pas uniquement de leur système capillaire, elle est due en partie aussi à la présence du muscle orbiculaire, dont la coloration foncée apparaît sous la peau. Vorher führt er schon an, daß die Epitheldecke gegen den freien Rand hin dünner und zarter wird und da, wo sie auf diesen übergeht, noch dünner und halb durchsichtig, so daß sie den Orbicularis durchschimmern läßt; diese Angaben betreffs der Dicke sind unrichtig, wie gleich hier erwähnt werden soll, auf das Übrige kommen wir bei Beantwortung der Frage, wodurch die rote Farbe des Lippensaumes bedingt ist, noch zurück. Weiter führt er noch als Beleg für seine Ansicht auf: daß beim Kind die Farbe intensiver rot ist, weil die Haut dünner und der Orbicularis relativ stärker entwickelt ist. Die Schleimhaut aber zeige eine weniger intensive Farbe als der freie Rand, obgleich ihre Vaskularisation kaum eine Differenz zeige, weil sie durch die Drüsen vom Muskel getrennt sei und deren Gestalt und Farbe durchscheinen läßt.

Ich möchte hier gleich noch einen neueren französischen Autor anführen, REMY <sup>1)</sup>, der in seinem Manuel des travaux pratiques d'histologie die einzige genauere Abbildung eines Sagittalschnittes durch eine ganze Kinderlippe gibt: dieselbe zeigt die Verhältnisse naturgetreu, wenn auch etwas unklar in der Zeichnung. Er giebt auch eine Charakteristik des Lippensaumes: Le bord libre remarquable par la grandeur de ses papilles, par l'épaisseur de son épiderme et par l'absence de glandes. . . . Die rote Farbe der Schleimhaut erklärt er sich so: Le chorion de la muqueuse est devenu plus transparent par une modification du derme; la couche adipeuse est amincie et les muscles adhèrent à la face profonde de la muqueuse. . . . La muqueuse doit sa coloration au sang des papilles vu par transparence.

HEITZMANN <sup>2)</sup> beschreibt in seiner mikroskopischen Morphologie die Papillen eingehend und giebt eine größere Abbildung

1) 5, p. 227 ff.

2) 6, p. 604 ff.

einer solchen, ferner einen Sagittalschnitt durch eine Kinderlippe, aber nur aus der Partie der hohen Papillen.

Von den bisher genannten Autoren erwähnt keiner das Vorhandensein der zwei Zonen beim Neugeborenen; außer diesen könnte aber noch eine Reihe anderer angeführt werden, die ebensowenig etwas davon zu berichten haben. Weshalb gerade darauf Wert gelegt wird, dafür sind verschiedene Gründe vorhanden. Die theoretisch interessanten werden späterhin klar werden, einen praktisch bedeutungsvollen, den zuerst näher beleuchtet zu haben LUSCHKA's Verdienst ist, möchte ich hier gleich erwähnen: LUSCHKA <sup>1)</sup> führt nämlich in seinem Aufsatz über die an den Mundlippen Neugeborner eintretenden Leichenveränderungen 2 Fälle an, in denen die schwarzbraun eingetrocknete innere Zone für einen Ätzschorf gehalten wurde und die Mütter gerichtlich wegen Kindsmordes belangt wurden! Es ist also die Kenntnis der Verhältnisse dieser Partien auch von großer praktischer Bedeutung.

Dieser Arbeit LUSCHKA's entnehme ich die nachfolgende, außerordentlich genaue und eingehende Schilderung der beiden Zonen des Lippensaumes und weise zugleich darauf hin, daß ihm das Verdienst gebührt, zuerst dieselben benannt, in ihrem Bau erforscht und auch in seinem Handbuch die Lippen überhaupt und diese Partie insbesondere ausführlicher behandelt zu haben. Während in späteren Lebensperioden unter normalen Verhältnissen bei mäßig geschlossenem Munde ein nur einfacher, gleichförmig beschaffener roter Saum an den Lippen erkennbar ist, macht sich beim Neugeborenen an jeder Lippe gleichsam ein doppelter Saum bemerkbar. Es besteht hier als vorübergehende Bildung eine wahre Doppellippe, welche auf diesem Stadium während des ganzen Lebens beharren kann (*Labium duplex*; *bourettelet muqueux*), die übrigens auch durch mancherlei Einflüsse erworben sein kann.

Die Lippenränder des Neugeborenen sind im allgemeinen im Vergleich zu später viel wulstiger, weicher, saftiger und nicht sowohl von rosen- als von blauroter Färbung. Das letztere Kolorit geht meist erst einige Tage nach der Geburt in die gewöhnliche rote Lippenfärbung über. Betrachtet man den roten Saum näher, dann gewahrt man zwei wesentlich verschiedene Zonen, von denen die eine als äußere (*Pars glabra*), die andere als innere (*Pars villosa*) bezeichnet wird. — Die äußere

---

1) 8, p. 188.

Zone, welche dem gewöhnlichen roten Lippensaum entspricht, ist in maximo 2 mm hoch und wie dieser für das bloße Auge gleichförmig und glatt. Seine Bindegewebsgrundlage hängt mit der Muskulatur untrennbar fest zusammen und ist in ganz kurze, dicht aneinander gepreßte Papillen ausgewachsen und von einem geschichteten Plättchenepithel überzogen, in dessen oberflächlichsten Elementen die Kerne für gewöhnlich nicht so vollständig geschwunden sind wie bei jenen der übrigen Epidermis. In der Regel ist dieser Saum von Talgdrüsen gänzlich frei.

Die innere Zone ist im Verhältnis zur äußeren größer und besitzt bei mäßig geschlossener Mundspalte an der Oberlippe eine größte Höhe von 4 mm, indes sie an der Unterlippe nur 3 mm hoch ist. Sie ist weicher und erscheint unregelmäßig gewulstet und bietet nicht selten schon bei Betrachtung mit bloßem Auge ein fein zerklüftetes Aussehen. Von der Oberfläche läßt sich ein reichliches, aus polygonalen, kernhaltigen Plättchen bestehendes Epithel abstreifen, welches in den ersten Tagen nach der Geburt öfters sich in kleinsten Stückchen teilweise abschilfert. Diese Zone, welche von der äußeren scharf abgesetzt ist, aber ohne deutliche Grenze in die eigentlich ihr ähnliche innere Lippenfläche, als deren Umstülpung sie sich gewissermaßen darstellt, übergeht, ist mit verhältnismäßig langen, weichen, zottenähnlichen Auswüchsen reichlich versehen. Diese sind sehr regellos angeordnet, indem sie bald weiter voneinander abstehen, bald dichter unter Bildung leisten- oder warzenähnlicher Erhebungen zusammengedrängt sind. Diese Pars villosa des Lippensaumes ist im Vergleich zu jener Pars glabra viel stärker ausgeprägt und an der Oberlippe merklich umfänglicher, als an der Unterlippe. Erst im Verlauf des starken Wachstums der Kiefer verschwindet diese Doppellippe wieder allmählich. In seinem Handbuch<sup>1)</sup> bezeichnet er den mit einer ausgezeichnet taktilen Sensibilität begabten roten Saum als das veredelte Äquivalent der in der Tierwelt so mannigfaltig die Mundöffnung umgebenden Tastapparate.

Neues über den feineren Bau des Lippensaumes brachte BLASCHKO<sup>2)</sup> in seinen Beiträgen zur Anatomie der Oberhaut, indem er sein Verfahren, Flächenansichten von den ineinander gefügten Flächen von Epidermis und Cutis zu gewinnen, auch hier anwandte. Er benutzt Kinderköpfe, die längere Zeit in 70 %

1) 7, p. 299 ff.

2) 9, p. 510 ff.

Alkohol gelegen sind, wo sich dann die Epidermis in größeren Fetzen von der Cutis ablösen läßt. Um die Konfiguration der letzteren deutlich zu machen, taucht er nach leichtem Abtrocknen die Oberfläche für  $\frac{1}{2}$  Minute in starke Hämatoxylinlösung und wäscht dann ab. Dabei färben sich die Vorragungen, nicht aber die Täler. Die Epidermis färbt er in gewöhnlicher Weise in Hämatoxylin. An solchen Präparaten (er giebt eine sehr schöne Abbildung eines so behandelten von einem 2-jährigen Kinde) zeigt sich dann folgendes: Man sieht in der vorderen Zone das langgezogene, nicht geschlossene Netz der Bindegewebs- und Epithelleisten und, mit scharfer Grenze hiergegen absetzend, in der hinteren Zone die dicken Epithelwülste, welche sich tief in die rhomboidalen Maschen des Bindegewebes einsenken. Auf den vorspringenden Kanten dieser Maschen sieht man zahlreiche isolierte fadenförmige Papillen sitzen, welche nach hinten an Zahl und Größe beträchtlich zunehmen. Hin und wieder habe ich auch in der vorderen Zone echte Papillen gefunden. Dann bildeten die oben beschriebenen feinen Cutisleisten korallenförmige Schnüre, deren einzelne Segmente aus kleinsten, buckelförmigen Erhebungen bestanden. Er citiert außer LUSCHKA und KLEIN noch WERTHEIMER<sup>1)</sup>, der in seiner Arbeit: *De la structure du bord libre de la lèvre aux divers âges* die einfache Übergangszone Haut und Schleimhaut trennen läßt; „sie entspricht etwa dem freien Lippenrand und ist charakterisiert durch das Verschwinden der Haarbälge, Dicker- und Transparenz werden der Epitheldecke und das dichte Herantreten des Orbicularis an die Oberfläche“. Er wie SAPPEY erwähnten das Höherwerden der Papillen von vorn nach hinten. BLASCHKO selbst unterscheidet aber mit LUSCHKA 2 Zonen am Lippensaum. Im Laufe des 1. Lebensjahres verschwände das höckerige Aussehen der hinteren Zone, doch blieben noch wesentliche anatomische Differenzen zwischen beiden. Auf Sagittalschnitten durch den freien Lippenrand des Erwachsenen unterscheidet er auch eine vordere Partie, in der die Epidermisdecke noch dünn, etwa 2mal so dick wie an der äußeren Haut ist, mit fast geradlinigem Kontur gegen die Cutis absetzt, und eine hintere, mit etwa 4–5fach so dicker Epidermis, in die lange, fadenförmige Papillen von der Cutis hereinstrahlen. — Ein frontaler Querschnitt durch die vordere Region zeigt eine mit zahlreichen kleinen, in regelmäßigen Abständen stehenden

---

1) 11.

Einsenkungen versehene Oberhaut, während wir auf Querschnitten durch die hintere Lippenregion wieder die langen, fadenförmigen Papillen und zwischen ihnen, bald mehr, bald weniger in die Tiefe reichend, die entsprechenden, zum Teil äußerst mächtigen Epithel-einsenkungen finden. Flachschnitte parallel der Oberfläche zeigen vorn längsgestreckte, von vorn nach hinten parallel verlaufende, mehrfach miteinander kommunizierende schmale Epithelleisten, in der hinteren Partie als Fortsetzung dieser Leisten breite, raupen- und spindelförmig gestaltete Epithelwülste.

Nach BLASCHKO's Methode stellte LOEWY<sup>1)</sup> ebenfalls Untersuchungen über den Bau der Oberhaut an und kommt betreffs der Lippen zu folgenden Resultaten: Es lassen sich fünf Zonen an der Lippe deutlich unterscheiden, von welchen zwei der äußeren Haut angehören, zwei dem Lippensaum und eine der Mundschleimhaut. 1) Die erste Zone ist charakterisiert durch die zahlreich vorhandenen Haare, welche in der Richtung radiär zum Lippenrand verlaufen. Zwischen ihnen befinden sich schwach angedeutete Leistenstümpfe. Die gleiche Richtung mit den Haaren verfolgen zahlreiche Funktionsfalten. 2) Mit ziemlich scharfer Grenze reiht sich die zweite Zone an, welche den Übergang zum freien Lippenrand bildet: die Haare sind bis auf eine geringe Anzahl geschwunden; dafür treten aber die Drüsen mit großen Ausführungsgängen als fast alleinige Beherrscher des Gesichtsfeldes auf und verleihen dem Bilde einen typischen Charakter: in 10—15 Reihen angeordnet, verlaufen sie quer von einem Mundwinkel zum anderen, dicht aneinander gedrängt. Zwischen ihnen und gleichsam sie mit einem Kranze umgebend, ziehen schmale Epithelleisten, häufig unterbrochen und wie aus kleinen Segmenten zusammengesetzt erscheinend. Wie abgeschnitten verschwinden plötzlich die Drüsenöffnungen, gegen den vorderen Lippenrand eine scharfe Grenze bildend; dagegen verdichten sich die Leisten der Drüsenzzone immer mehr, werden breiter und gehen in das Leistensystem des vorderen Lippenabschnittes über. 3) Die Pars glabra wird gebildet durch Längsleisten, welche, von der äußeren Haut zur Mukosa verlaufend, mit minimalen seitlichen Querleisten versehen sind. Von beiden Seiten gehen sie meist gleichständig ab, ohne die benachbarten Querleisten zu erreichen, und geben dem Bilde ein äußerst charakteristisches Aussehen. Weiter nach hinten rücken die Längsleisten näher aneinander, die Querleisten werden

---

1) 10, p. 163 ff.

stärker, verschmelzen mit den benachbarten, und es entwickelt sich so das Bild eines Netzwerkes. In dieser Zone verlaufen wieder die Funktionsfalten in der Richtung der Leisten, während sie in der Drüsenzzone nicht erkennbar waren, deutlich erkenntlich. 4) Die *Pars villosa* bildet die Partie der dicken und gewulsteten Epidermisleisten. Die Längsleisten des Netzwerkes verbreitern sich, werden höher und tragen auf der Oberfläche eine große Zahl dicht nebeneinander stehender Wärzchen, zottenähnlicher Gebilde, welche die Querleisten beschatten, sie unsichtbar machen und dem Bilde ein tannenzapfenähnliches Aussehen verleihen. An einigen Stellen, besonders in den centralen Partien der Lippe, sind diese zottigen Auswüchse nicht so ausgeprägt, wenn auch angedeutet, die Querleisten daher sichtbar. 5) Der Übergang in das weitmaschige Netzwerk der *Mucosa* giebt sich durch das Verschwinden der Zotten zu erkennen, während die Leisten sonst nichts an Stärke einbüßen.

Konstruiert man sich aus dem Bilde des Rete dasjenige, welches der Papillarkörper darstellt, so erhalten wir an der *Pars glabra* niedrige Cutisleisten, welche mit kleinen seitlichen Fortsätzen versehen sind. Diese Cutisleisten wachsen in der *Pars villosa* zu großen Gebilden heran, welche teils große Leisten darstellen, teils wahre Papillen, beide an der Oberfläche mit flachen, zotten- oder warzenförmigen Erhabenheiten bedeckt. — Diese beiden Schilderungen der Oberfläche von *Cutis* und *Epidermis* habe ich ausführlich wiedergegeben, da ich selbst keine derartigen Präparate gemacht habe und sie doch zum klaren Bild über die Struktur des Lippensaumes, namentlich über den Sitz und die Form und das wechselseitige Verhalten der von den einen als Papillen, von den anderen als Zotten beschriebenen Cutiserhebungen viel beitragen.

Im Gegensatz zu diesem Autor unterscheidet der schon erwähnte KLEIN <sup>1)</sup> nur 3 Zonen an der Lippe: behaarte Haut, Übergangszone, Schleimhaut. In STRICKER's Handbuch charakterisiert er diese folgendermaßen: Das Aufhören der Haarbälge und Talgdrüsen, die bis nahe an das Epithel keilförmig sich vorschiebenden Bündel des *Orbicularis*, die auffallend größere Durchsichtigkeit der oberflächlichen Zellen, die Anordnung der Formelemente überhaupt, endlich der Gefäßreichtum unterscheiden den Übergangs-

---

1) 12, p. 355 ff., u. 13.

teil. Das Epithel als Ganzes bleibt eine kurze Strecke, von der Gegend des letzten Haarbalges angefangen, ebenso tief wie am Oberhautteil, nimmt aber dann rasch an Höhe zu. Die obersten Zellen sind anfangs stark abgeplattet, miteinander eng verschmolzen, ohne Kerne, bleiben dann tiefer noch tafelförmig, werden aber etwas in die Länge gezogen und besitzen schon einen deutlichen, meist länglichen Kern; die mittleren Lagen nehmen gegen die Tiefe an Höhendurchmesser zu, was sie an Breite verlieren, ihre Kerne werden rundlich. Die tiefsten Zellen sind rund, ihre Kerne relativ groß und rundlich oder unregelmäßig. Die Papillen, oben oft knopfförmig aufgetrieben, sind nicht sehr zahlreich (?), dünn, länglich, gefäßhaltig, schiefstehend. Die Hauptfaserlage der Cutis besteht aus breiten, glänzenden, gegen Essigsäure widerstandsfähigen, zu einem dichten, strammen Netz verflochtenen und zu Bändern vereinigten Fasern.

Die Schleimhaut besitzt ein Epithel, das an Mächtigkeit jenes der beiden früheren Teile weit übertrifft, das aber nach der Umbiegung nach hinten rasch wieder abnimmt; es ist ein charakteristisches Pflasterepithel, in dem Stachelzellen nachweisbar sind. Die Nerven der Papillen sind nicht genau erforscht. — KRAUSE beschreibt Endkolben, KÖLLIKER an den Lippenpapillen des Teils, der bei geschlossenem Munde sichtbar, auch Tastkörperchen und in einem Fall an der Basis auch Nervenknäuel, ebenso GERLACH <sup>1)</sup> Tastkörperchen.

Der letztere Autor schildert in seiner topographischen Anatomie den Übergang der äußeren Haut in die Schleimhaut so, daß „die mehr hügelförmigen Papillen der Cutis schlanker und gefäßreicher werden, die Haarbälge verschwinden und die Hornschicht wie das Rete allmählich die Beschaffenheit des Pflasterepithels annehmen, dessen oberste Lagen infolge der austrocknenden Wirkung der Luft sich oft in kleinen Fetzen ablösen lassen. Die rote Farbe des Lippensaumes ist die Folge des Durchschimmerns des Blutes der gefäßreichen Papillen durch die beträchtlich dünner gewordene Oberhaut des Lippensaums. Der Orbicularis beeinflußt je nach seiner stärkeren oder geringeren Entwicklung, namentlich aber nach dem Grade seines Fettgehaltes, der immer an der der Haut zugewandten Seite am stärksten ist, die Gestalt der Lippe. Die kaum 1 mm dicke Schleimhaut besitzt ein reich geschichtetes Pflasterepithel mit schlanken,

---

1) 14, p. 258 ff.

zuckerhutförmigen Papillen, deren Spitzen nicht über die Schleimhaut prominieren.

MERKEL<sup>1)</sup> citiert LUSCHKA's Angaben und bemerkt dazu: „Die äußere Zone wird auf Kosten der inneren im Laufe der Entwicklung immer breiter, bis sie allein übrig bleibt; doch kann dies sehr lange dauern, und ich finde bei mehrjährigen Kindern die beiden Zonen noch deutlich sichtbar.“

Von der Muskulatur sagt er: Sie erstreckt sich in den freien Rand nicht hinein, sondern endet da, wo die letzten Talgdrüsen stehen und eben der rote Lippenrand beginnt; und zwar ist es die cirkuläre Schicht, welche hier ganz an die Oberfläche kommt, indem sie die schrägen Fasern verdrängt. — Hypertrophieren die Drüsen, dann entsteht besonders häufig an der Oberlippe die sogenannte Doppellippe, ein mehr oder weniger breiter Schleimhautwulst, der hinter der eigentlichen Lippe zum Vorschein kommt. Eine solche Doppellippe kann auch durch Dehnung des Bindegewebes, die wegen dessen Lockerheit leicht möglich ist, entstehen; die Schleimhaut wirft dann eine Falte und tritt als Doppellippe hinter dem Lippensaum zu Tage.

Bei GERLACH und bei MERKEL findet sich eine Abbildung: dort eine makroskopische Ansicht der 2 Zonen der Lippe von vorn, ferner ein Sagittalschnitt durch die Oberlippe bei 3-facher Vergrößerung; dieselbe ist ziemlich schematisiert, namentlich die Zeichnung der Muskeln ist vollständig unklar. Die gleichartige Abbildung bei MERKEL soll nur den Querschnitt der Muskeln zeigen; sie ist aber auch sonst ganz natürlich gehalten, aber die Vergrößerung ( $1\frac{1}{2}$ -fach) zu klein, um Genaueres an ihr zu sehen. Auch LOEWY hat Abbildungen: Mikrophotogramme von Flächenpräparaten, welche die 5 Zonen illustrieren sollen; dieselben sind aber so verwaschen in den Konturen und so unklar, daß man kaum etwas daran sehen kann.

Eine sehr sonderbare Abbildung findet sich bei KRAUSE<sup>2)</sup>: ein Sagittalschnitt durch eine Unterlippe; es ist nicht angegeben, ob vom Menschen, aber man muß es wohl annehmen; dem ganzen Aussehen nach aber könnte es noch am ehesten eine Kalbslippe sein, eine menschliche ist es nach dieser Zeichnung ganz sicher nicht: das Epithel geht in gleicher Höhe rings herum, die Papillen, von denen eine genau wie die andere aussieht, haben eben-

1) 15, p. 348 ff.

2) 16, p. 385 ff.



falls rings herum die gleiche Höhe und Breite, die ganze Kontur an der Umbiegung des freien Randes geht im gleichmäßigen Bogen herum, während doch zum mindesten vorn der scharfe Rand angedeutet sein müßte: kurz, die ganze Zeichnung ist unverständlich. Die Funktionen der Lippen sind nach ihm: das Fassen der Nahrungsmittel, die Bildung der Lippenbuchstaben und das Ausdrücken verschiedener Gemütsbewegungen; ihre Beteiligung beim Saugen erwähnt er hier nicht. Er erwähnt dagegen einen „*Musculus labii proprius*, der von der Haut zwischen den der Mundspalte benachbarten Haarbälgen schräg nach hinten aufsteigend zur Schleimhaut des Lippenrandes, an der Oberlippe absteigend verläuft, beim Neugeborenen kompakter und relativ stärker ist. Derselbe inseriert sich an der mit besonders langen Zotten versehenen *Pars villosa*, welche sich beim Neugeborenen von der vorderen Abteilung des Lippensaumes wesentlich unterscheidet. Diese Zotten vermag der Saugmuskel an den der Basis näher gelegenen Teil des Kegelmantels der umfaßten Brustwarze anzudrücken, dient also ohne Zweifel dem Saugen“. Die Schleimhaut der Lippe geht nach KRAUSE allmählich in die äußere Haut über und „besitzt anfangs noch Talgdrüsen in ihrem roten Teil, die an den Mundwinkeln der Oberlippe zahlreicher sind. Die doppeltkonturierten Nervenfasern endigen im Übergangsteil der Lippen mit Tastkörperchen, in der eigentlichen Schleimhaut mit Endkolben, die in der Spitze der Papillen gelegen sind. An deren Basis kommen zuweilen Nervenknäuel vor. Vom *Orbicularis* verlieren sich einzelne Muskelfasern, dicht unter den Papillen in eine elastische Faser übergehend. (Bei Negern kommen auch Teilungen der Muskelfasern vor).“

RAUBER<sup>1)</sup>, der eine sehr schöne Abbildung der Lippe eines Neugeborenen im Ganzen (Chromsäurepräparat) giebt, hat eine eigentümliche Auffassung von dem Lippensaume. Er unterscheidet 3 Zonen: Haut-, Übergangs-, Schleimhautteil. Jener zeigt Haare, Talg- und Schweißdrüsen; der Übergangsteil entspricht dem bei geschlossenem Mund sichtbaren Lippenrot (*Rubor labiorum*), Haare und Drüsen fehlen, die bindegewebige Grundlage besitzt zahlreiche und hohe Papillen, die Epithellage ist mächtig und durchsichtig. Die Schleimhaut ist bei geschlossenem Munde nicht sichtbar, sie ist durch Schleimdrüsen ausgezeichnet. So weit

---

1) 17, Bd. I, p. 515.

ist seine Anschauung mit der der anderen konform; dagegen erachtet er die sonst als Pars villosa beim Neugeborenen bezeichnete Partie als frei zu Tage tretenden Teil der Schleimhaut, während der „rote Lippensaum“ (Pars glabra) sehr schmal sei; allmählich erst nehme die Breite des roten Lippensaumes zu! Als ein Stehenbleiben auf dem Standpunkt des Säuglings sei die Doppellippe (MERKEL) zu bezeichnen, wobei oft ein mächtiger Schleimhautwulst hinter dem normalen Lippensaum steht.

MINOT <sup>1)</sup> erwähnt in seiner Entwicklungsgeschichte, daß die Histogenese der Lippen noch unbekannt sei. Die Entwicklung des charakteristischen Epithels sei bedingt durch zwei Faktoren: 1) durch das Verschwinden des Epitrichiums und des Stratum lucidum, 2) durch Ausdehnung der übrigen Zellen, wobei eine wachsende Basalschicht übrig bleibt.

Aus den angeführten Litteraturstellen ergeben sich ein Reihe interessanter Fragen, die noch zu lösen sind, eine Reihe von Widersprüchen, die einander unvermittelt gegenüberstehen. Ehe ich aber auf eine Kritik eingehe, muß ich meine eigenen Beobachtungen darlegen.

### III. Eigene Beobachtungen.

Das Material für die Untersuchung an Föten und Neugeborenen verdanke ich der Güte von Herrn Geheimrat v. WINCKEL; obgleich nun in der Frauenklinik ziemlich viele Föten eingeliefert werden, so erwiesen sich doch nur ganz vereinzelte zur Untersuchung tauglich. Denn da es auf die Beschaffenheit des Epithels ankommt, dieses aber an der Lippe sehr zur Maceration, Ablösung und Eintrocknung neigt, so können nur ganz frische, unversehrte Lippen verwendet werden, und solche trifft man relativ selten. Lippen von Kindern konnte ich nicht bekommen, so leicht dies erscheinen mag, und es ist das um so bedauerlicher, als sich eine sehr interessante Frage: nämlich die nach den weiteren Schicksalen der äußeren und inneren Zone, nur durch eine durch die verschiedenen Altersstufen fortlaufende Beobachtung sicher lösen läßt. Auch vom Erwachsenen ist es außerordentlich schwierig, Lippen zu bekommen, die frisch genug sind; denn die Leichen werden ausgestellt und dürfen dabei keinerlei Verletzung im Ge-

---

1) 18, p. 448.

sichte zeigen, nachher aber sind die Verhältnisse am Epithel schon zerstört. Nur einem glücklichen Zufall verdanke ich die Möglichkeit, wenigstens an einer Lippe vom Erwachsenen Beobachtungen haben machen zu können. Herr Professor RÜDINGER hatte eine Gesichtshälfte, die sehr frisch in Spiritus eingelegt war und sich als vorzüglich konserviert erwies, und überließ mir in liebenswürdigster Weise ein Stück von der Unterlippe.

Die Behandlung der Stücke betreffend möchte ich erwähnen, daß die Lippen von jungen Föten sich sehr gut in Paraffin schneiden lassen; bei denen älterer hat das bereits Schwierigkeiten, und bei einigermaßen derberen Lippen vom Neugeborenen, besonders aber vom Erwachsenen, ist Celloidineinbettung bedeutend angenehmer und sicherer; denn die außerordentliche Konsistenzverschiedenheit der Gewebe macht es sonst fast unmöglich, glatte Schnitte zu erhalten.

### 1. Skizze der Entwicklung des Lippensaumes.

Der jüngste Fötus, von dem ich Lippen zur Beobachtung bekam, war 18 cm lang, also etwas über 16 Wochen alt. Da die Bildung der Lippen im 3. Monat beginnt (v. WINCKEL), so konnte hier über die Entstehung der Lippen gar nichts mehr erwartet werden. Durch die Freundlichkeit von Herrn KUITMAN war ich aber in der Lage, an seinen Schnitten durch Schafsembryonenköpfe die allerersten Stadien zu verfolgen. Dabei lassen sich etwa folgende Stufen unterscheiden:

1) In der Gegend des späteren Mundspaltes sind 3 massive Vorragungen vorhanden: Oberkiefer, Zungen-Mundbodenstock und Herz. Der massive Klotz, aus dem weiterhin die Zunge und der Mundboden sowie der Unterkiefer und die Lippe wird, zeigt an seiner unteren vorderen Ecke eine kleine Vorragung.

2) An dem vorher einheitlichen Oberkieferwulst machen sich jetzt zwei Hervorragungen, eine kleinere spitzere, vordere und, von ihr durch eine seichte, ziemlich breite Furche getrennt, eine größere dickere, hintere geltend. An der Zunge hat sich die Vorragung durch eine in die Tiefe nach hinten dringende schmale Furche abgeschnürt.

3) Am Oberkieferwulst ist jetzt die vordere Vorragung bedeutend größer, dicker und rund geworden und durch eine senkrechte Furche von der flacher und breiter gewordenen hinteren getrennt. Jene wird sich als Lippe, diese als Alveolarfortsatz

entwickeln, die Furche wird zum Vestibulum oris. Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse an der unteren Partie: die vorher klotzige Zunge ist jetzt langgestreckter, überragt den Unterkiefer, von dem sie durch eine schmale, aber schon ziemlich weit nach hinten reichende Furche getrennt ist, und zeigt schon deutlich Muskeln; der Unterkiefer, vorher noch eine einfache, anhangsartige Vorwölbung, ist jetzt bedeutend gewachsen, selbständigeren Aussehens, fast so groß wie die Zunge (soweit diese frei vorragt) und durch eine Y-förmige Furche in eine vordere und hintere Partie gespalten. Zwischen die beiden Schenkel der Furche drängt sich ein kleiner, fingerhutartiger Vorsprung ein.

4) Die Verhältnisse am Oberkiefer sind noch klarer geworden: eine tiefe Furche trennt Lippen- und Alveolarfortsatz, der harte und weiche Gaumen mit der Uvula sind angelegt. Die Zunge ist zurückgegangen, aber mit ihrer Spitze noch fast in einer Flucht mit dem Lippenfortsatz. Dieser ist größer und stumpf-krallenförmig geworden; die Furche dahinter hat sich vertieft und verbreitert, die Vorrangung in dieselbe erhöht und verbreitert, die Vorrangung hinter ihr ist ebenfalls gewachsen, aber flacher geworden und läuft nach hinten-oben flach aus.

5) Am Oberkiefer die gleichen Verhältnisse, nur alles vergrößert. Die Zunge weit zurückgezogen, bis hinter den zweiten Fortsatz. Der Lippenfortsatz überragt nur wenig die Vorrangung in der Furche, die jetzt deutlich schon die Anlage eines Zahnes zeigt, also als Alveolarfortsatz sich darstellt, während dahinter die Vorrangung kaum mehr sichtbar ist und den späteren Mundboden darstellt. Der MECKEL'sche Knorpel liegt unter dem Alveolarfortsatz.

6) Am Ober- und Unterkiefer sind jetzt die Lippen insofern ihrer späteren Gestalt bereits ähnlich geworden, als ihre Höhe ihre Breite um ein Bedeutendes übertrifft. Das spätere Vestibulum ist breit, aber noch ebenso wie alle bisher angeführten „Furchen“ zum größten Teil seiner Höhe mit Epithel überzogen, so daß also nur die dunkel gefärbte Basalschicht die Grenzlinie der wirklichen späteren Einsenkung andeutet. Die ersten Haaranlagen sind an Ober- und Unterlippe vorhanden.

Weiterhin verschwinden die ausfüllenden Epithelzellen, und die angedeuteten Furchen werden zu wirklichen. — Die fernere Entwicklung der Schafslippe zu verfolgen, hat hier keinen Sinn, da dieselbe einem ganz anderen Typus angehört, und wir deshalb nichts betreffs der Entwicklung der menschlichen daraus ent-

nehmen könnten. Ich muß mich nun gleich an die Schilderung der relativ weit vorgeschrittenen Bildungen an der Lippe des erwähnten 4-monatlichen Fötus wenden (Unterlippe; Färbung: Borax-Karmin-Pikrinsäure). Die Form dieser Lippe unterscheidet sich noch wesentlich von der definitiven. Von den einander parallel laufenden Haut- und Schleimhautgrenzen biegt nämlich die erstere kurz nach dem letzten Haar in stumpfem Winkel nach hinten um und steigt allmählich zu dem höchsten Punkt des freien Randes empor, der in einer Flucht mit der Schleimhautfläche liegt. Stellt man sich die vordere und hintere Grenzlinie des Sagittalschnittes mit der oberen in rechtem Winkel zusammenstoßend vor, so wäre hier die vordere Ecke abgeschnitten; man hat also die Form etwa einer Messerspitze mit dem geraden Rücken nach hinten, der gebogenen Schneide nach vorn.

Das Epithel wird sehr bald nach dem letzten Haar etwa 2mal so hoch als an der behaarten Haut, zeigt etwa 5—6 Reihen von Kernen übereinander. Die Zellen sind heller, deutlicher abgegrenzt, die Kerne größer, nur die oberste Schicht zeigt noch die gleichen flachen, gelb gefärbten Zellen mit ganz kleinen, homogenen, runden, roten Kernen, wie die oberste Schicht an der Haarzone; zugleich sind aber auch die darunter liegenden 1—2 Zellreihen noch leicht gelblich tingiert. Cutiserhebungen fehlen in der vorderen Hälfte der Partie, welche auf die Haarzone folgt, so gut wie ganz, die Basalschicht des Rete zieht fast in gerader Linie weiter; in der hinteren Hälfte zeigen sich dagegen 5—7 ganz sanfte, wellige, ungleichmäßige Erhebungen der Cutis, in denen strotzend gefüllte Kapillaren liegen. Bei starker Vergrößerung sind die Epithelzellen als Stachelzellen erkennbar. Diese Partie reicht bis nahe an den inneren Umbiegungsrand.

Dann erhebt sich das Epithel nochmals, um mehr als das 4-fache gegenüber dem der Haarzone, also etwa ums Doppelte der unmittelbar vorausgehenden Partie, und nimmt nach dem Umbiegungsrand noch um etliches zu, um dann allmählich wieder fast so niedrig zu werden wie an der Zwischenzone. Die flachen, oberflächlichsten Zellen fehlen hier, nur eine kurze Strecke zeigen die oberen Zellen stark glänzende Konturen und leicht gelbe Tinktion, unterscheiden sich weiterhin aber nur durch ihre flachere Gestalt von den tieferen. Im ganzen sind es etwa 10 Reihen von sehr hellen und großen, durch deutliche polygonale Konturen getrennten Zellen, mit ziemlich großem, rundlichem, in seinem Inneren stellenweise hellem Kern, an dem Gerüstsubstanz (und Kernkörperchen

oft) deutlich zu sehen sind. Die Cutiserhebungen in dieser Partie sind etwas höher, dichter aneinander gedrängt und gleichförmiger; weiterhin gehen sie wieder in ganz niedere, wellenförmige, mit dem Kamm nach unten sehende Erhebungen über. Die Epithelzellen werden flacher, auch in den tieferen Schichten, bleiben aber durchsichtig und scharf voneinander abgegrenzt (Riffzellen). Die Basalschicht zeigt in allen Zonen die gleichen chromatinreichen, unscharf begrenzten, länglichen Zellen.

Die Muskelbündel mit deutlichem Kern und noch wenig Muskelsubstanz liegen in der vorderen Hälfte in dichterem, kernreichem Bindegewebe eingesenkt; von diesem scharf getrennt, füllt das lockere, weitmaschige, kernärmere Bindegewebe die hintere Hälfte aus. Eine Drüsenanlage liegt an der hinteren Fläche zweimal so weit von der oberen Kontur entfernt als das letzte (resp. erste) Haar an der gegenüberliegenden Fläche.

Der nächste Fötus war 5 Monate alt. Die in Paraffin eingebettete, mit Hämatoxylin gefärbte Unterlippe zeigt folgende Verhältnisse: Das Auffallendste ist die gänzlich veränderte Form. Denkt man sich die Spitze der vorherbeschriebenen Lippe stark nach vorn umgebogen, so bekommt man etwa das Bild der vorliegenden: die Hautlinie ist noch vor dem letzten Haar sanft nach vorn umgebogen; fast im rechten Winkel, mit scharfer Kante einsetzend, biegt die Kontur dann nach hinten oben um, setzt sich dann, wieder ziemlich scharf, aber in stumpfem Winkel geknickt horizontal nach hinten fort, um dann in sanfterer Umbiegung zuerst nach hinten unten, dann direkt nach unten zu ziehen. Denkt man sich wieder die obere Grenze mit der vorderen abgestumpften Ecke, mit gleichzeitig etwas abgerundeten hinteren Ecke und einer Knickung nach vorn an den beiden senkrechten Begrenzungslinien, so hat man etwa das Bild dieser Formveränderung.

Das Epithel zeigt ganz ähnliche Verhältnisse wie am vorigen Präparate. Eine vordere Partie mit etwa doppelt so hohem Epithel wie an der äußeren Haut, diesem entsprechend eine Strecke weit eine ziemlich gerade Grenzlinie zwischen Epithel und Cutis, dann ganz leichte Zäckchen von der Cutis in die Epidermis einstrahlend, in der Nähe des hinteren Umbiegungsrandes beginnend eine ziemlich rasche, mindestens 4-fache Höhenzunahme des Epithels, die noch bedeutender wird, aber allmählich wieder abnimmt; in dieser Zone zuckerhutförmige, höhere, von wellenförmigen niederen unterbrochene Cutiserhebungen, die schon vor der Gegend der ersten Schleimdrüsenanlage wieder fast ganz aufhören. Diese ist

der horizontalen Grenze des Lippenrandes näher gerückt, liegt aber von der ursprünglich höchsten Stelle entsprechend weit entfernt, wie im vorigen Präparat. Die noch nicht viel deutlicher ausgeprägten Muskelbündel reichen etwas weiter nach hinten wie die Zone mit den niederen Zotten. Makroskopisch betrachtet, zeigt die Lippe eines solchen 5-monatlichen Fötus bereits ganz deutlich eine Grenzlinie zwischen vorderer und hinterer Zone; diese ragt aber nur ganz wenig über die erstere hervor. Wulstungen fehlen in beiden.

Die Lippe bei einem etwa 6  $\frac{1}{2}$  Monate alten Fötus zeigt folgende Verhältnisse: Schon makroskopisch zeigen sich die beiden Zonen sehr scharf ausgeprägt. Die hintere ragt hoch über die vordere empor und zeigt eine viel weichere Beschaffenheit als diese. Auf dem Sagittalschnitt zeigt die Form sich insofern verändert, als die Knickungen nicht mehr so scharf ausgeprägt sind, sondern einer gleichmäßigeren Rundung Platz gemacht haben. Die hintere Zone ragt staffelförmig über die vordere empor (am vorliegenden Präparat speciell ist dieses Verhältnis besonders markiert, da in dem lockeren Bindegewebe der hinteren Partie Blutextravasation und wohl auch seröse Transsudation stattgefunden hat).

Ebenso deutlich wie in der äußeren Form ist jetzt die Differenzierung der beiden Zonen in ihrem feineren Bau. Das Epithel der vorderen Zone, wieder etwa 2 mal so hoch als das an der behaarten Haut, ist etwa bis zur Mitte seiner Höhe von den spitzen oder breiteren, senkrecht eindringenden Cutiserhebungen durchsetzt. Die unscharf begrenzten, ziemlich kleinen Epithelzellen färben sich noch ziemlich intensiv und zeigen in den obersten Reihen — im ganzen stehen etwa 7 Reihen über den Papillen, 12 zwischen diesen — eine Art von Verhornung.

Dagegen sind die Zellen des mindestens 4 bis 5 mal so hohen Epithels der hinteren Zone groß, hell, deutlich gegeneinander abgegrenzt, mit kleinen, in den oberen Reihen etwas flachen und kompakt aussehenden, in den unteren mehr bläschenförmigen und helleren ovalen Kernen versehen. Die Basalschichten zeigen auch hier unscharf abgegrenzte chromatinreiche Zellen. Die Zahl der übereinander liegenden Reihen beträgt etwa 16--19. Besonders im Beginn dieser Zone ragen außerordentlich hohe, meist bis an die Oberfläche reichende, dicht gedrängte, schlanke, oben umgebogene Papillen in die Epidermis hinein. Gegen die eigentliche Schleimhaut zu werden sie wieder niedriger, rücken weiter auseinander und sind gerader, während gleichzeitig das Epithel allmählich,

indes nicht genau so stark wie die Papillen, absinkt. Die schon ziemlich großen, gut entwickelten Schleimdrüsen beginnen erst ziemlich tief.

An der Oberlippe des nächstältesten Fötus (von  $8\frac{1}{2}$  Monaten etwa) sind die makroskopischen Verhältnisse der beiden Zonen so ziemlich die gleichen: die hintere ragt stark über die vordere empor, und es liegt etwas mehr von ihr vor der Mundspalte. Betreffs der Form der Oberlippe überhaupt möchte ich hier bemerken, daß dieselbe auf dem Sagittalschnitt eine mehr rechteckige Gestalt zeigt, da sie nicht so über ihre vordere Kante umgebogen ist wie die Unterlippe, sondern als Ganzes etwas nach vorn steht: das Mittelstück mit dem Philtrum steht mit seinem freien Rande von den Zähnen resp. den Alveolarfortsätzen ziemlich stark nach vorne ab und die Seitenteile um so stärker, je mehr sie sich von den Mundwinkeln entfernen und der Mitte nähern. Dadurch steht dann auch die innere Zone nach außen-vorn.

Mikroskopisch zeigt es sich, daß das Epithel nach dem letzten Haar bis zum vorderen Umbiegungsrand in gleicher Höhe weiterzieht; kleine, spitze, an der Basis breitere Papillen dringen in dasselbe ein. Nach dem vorderen Umbiegungsrand dringt es etwa 3 mal tiefer mit seinen Zapfen in die Cutis ein, so zwar, daß die Grenzlinie mehr weniger breite, oben spitze oder abgekantete oder abgerundete Zacken zeigt, deren höchste Stellen etwa bis zur Mitte des Epithels reichen. Die Zellen des letzteren, in etwa 11 Reihen übereinander, ähneln denen der äußeren Haut sehr: sie sind ohne scharfe Grenzen, färben sich intensiv und haben ziemlich dunkle Kerne, welche nach oben flach-oval werden und an ihrer der Oberfläche zugekehrten Seite stellenweise einen halbmondförmigen, schwarzen Rand zeigen.

Etwas nach der Mitte des freien Randes wird die Epidermis plötzlich etwa ums  $2\frac{1}{2}$ -fache höher, nimmt nach dem inneren Umbiegungsrand etwa ums Doppelte nochmals zu und bleibt, soweit der Schnitt reicht, annähernd auf dieser Höhe. Die Zellen werden rasch heller, etwas größer, bekommen in den oberen Schichten eigentümlich starre, gerunzelte, stark glänzende Konturen, sind in ihrem Inneren wie bestäubt. Die relativ großen Kerne färben sich schlecht, die Hornschicht, in der vorigen Zone kernfrei, zerfasert eigentümlich beim Übergang, läßt deutlich flache Kerne erkennen, und man bekommt den Eindruck, als ob sie sich zwischen die tieferen Schichten der Epithelzellen einschöbe. Stellenweise zeigen sich runde oder ovale Querschnitte



umgebogener Papillenspitzen, um welche dann die Epithelzellen zwiebelschalenartig angeordnet sind. Weiterhin, in der Gegend nach dem inneren Umbiegungsrand, nehmen die Zellen den schon öfters geschilderten Charakter an: sie werden sehr groß, hell, scharf begrenzt, mit ziemlich blassen Kernen und lassen bei starker Vergrößerung Stacheln zwischen einander erkennen.

Auch die Papillen werden schlanker und höher, da, wo sich das Epithel erhöht, besonders hoch aber nach dem inneren Umbiegungsrand, wo sie nicht nur bis an die Oberfläche reichen, sondern sogar stellenweise über das Epithel emporragen; was indes möglicherweise auf Abstoßung der zwischenliegenden obersten Epithelschichten beruhen kann. An einem Schnitt sind sie dicht aneinander gedrängt, an einem anderen stehen sie vereinzelt und weit auseinander, stellenweise ragen sie bis an die oberste Grenze, dann wieder nur bis zur Mitte.

## 2. Der Lippensaum beim Neugeborenen.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der Lippen beim Neugeborenen und zwar zunächst am lebenden. Eine Stunde nach der Geburt etwa ist folgendes zu sehen: die äußere frisch rote Zone ist bereits matt, nicht mehr glänzend, wie direkt bei der Geburt, infolge der Befeuchtung durch das Fruchtwasser, zeigt ganz feine Fältchen, die senkrecht auf der vorderen Grenzlinie aufstehen und nach hinten gegen den gedachten Mittelpunkt der Lippenkrümmung ausstrahlen, so zwar, daß immer ein höheres und niederes abwechseln. Die hintere Zone ist zu dieser Zeit noch feucht, glänzend, vollständig faltenlos, bläulich-rot und geht ohne irgend eine äußerlich sichtbare Grenze in die Schleimhaut über. Schon im Laufe des 1. Tages ändern sich die Verhältnisse an der inneren Zone, während die an der äußeren sich so gut wie vollständig gleich bleiben, ebenso wie in der folgenden Zeit auch. Nur an der Grenze gegen die behaarte Haut kommt es öfters zu Abschlüpfungen. Die innere Zone hingegen verliert zunächst ihren feuchten Glanz, weiterhin treten etwa 5—7 tiefe Querfalten auf, durch welche sie in einzelne Felder getrennt wird; auch diese Falten verlaufen nach hinten konvergierend. Während der folgenden Tage treten noch mehr solche, aber unregelmäßigere Falten von geringerer Tiefe auf, die ebenso wie die ersteren wohl durch eine Art von Eintrocknung und die gleichzeitige Einwirkung der auch während des Schlafes

oft fortdauernden unwillkürlichen Bewegungen das Sphincter oris zustande kommen. Diese Falten geben nun allerdings der inneren Zone ein grob zerklüftetes Aussehen, aber die einzelnen Partien zwischen ihnen bleiben immer relativ glatt gegenüber der äußeren Partie, die ein ganz fein gerunzeltes Aussehen bietet. Abschlüpfungen der inneren Partie (LUSCHKA, GERLACH) bilden nicht die Regel; wenigstens konnte ich sie bei einer Reihe von Kindern nicht konstatieren. Auch bezüglich der bläulich-roten Färbung hätte ich LUSCHKA gegenüber zu bemerken, daß diese sich auf die innere Zone beschränkt. Im ganzen ist die Färbung beim Neugeborenen und Kind weit frischer als beim Erwachsenen.

Etwas anders zeigen sich die Verhältnisse an den Lippen toter Neugeborner. Auffallend ist gewöhnlich die viel ausgesprochenere Farbendifferenz, indem die äußere Zone blaß, fast von dem Kolorit der behaarten Haut, die innere aber noch stärker bläulich-rot als am lebenden ist. Das Auffallendste aber ist das rasche Eintrocknen der inneren Zone; dieselbe wird dabei braun, allmählich immer dunkler und schließlich fast wie verkohlt, uneben und verzogen. Nach LUSCHKA kann diese Eintrocknung bis 2 mm in die Tiefe dringen und die Substanz des so veränderten Lippen-saumes sowohl an der Oberfläche als auch an Durchschnitten dem unbewaffneten Auge gleichartig erscheinen. Die äußere oder glatte Zone soll in den geringeren Graden dieser Eintrocknung und Schrumpfung nur in radiäre Fältchen eingezogen werden, in den höheren dagegen fast gänzlich zum Verschwinden gebracht werden. Die letztere Beobachtung kann ich nicht bestätigen; wohl wird die äußere Zone oft sehr der äußeren Haut ähnlich beim Eintrocknen, aber immer läßt sie sich bei genauer Betrachtung noch erkennen. Bezüglich der Unterscheidung von einem Ätzschorf weist LUSCHKA darauf hin, daß bei diesem der Zusammenhang mit der Unterlage gelockert ist, nicht aber bei der eingetrockneten inneren Zone.

Eine besondere Beschreibung widmet LUSCHKA dem Tuberculum labii superioris: „Dieses deutlich abgegrenzte Mittelstück am Saum der Oberlippe besitzt die Form eines 5 mm hohen und etwa ebenso breiten Kältchens, dessen der äußeren Lippenzone zugekehrtes Ende verjüngt oder abgerundet ist und sich nahezu bis an die gewöhnliche Cutis der Lippe erstreckt, so daß dementsprechend die Pars glabra des roten Saumes auf ein Minimum reduziert wird. Das der Innenfläche der Lippe zugekehrte Ende, das Tuberculum, setzt sich ohne bestimmte Grenze in diese fort. Auf jeder Seite ist das Kältchen durch eine seichte Furche von

der Nachbarschaft getrennt und erhebt sich in der Mittellinie in eine, jedoch nur schwach ausgeprägte Firste, die sich gegen seine Enden hin allmählich verflacht. Seiner Textur nach gehört dieses Kärtchen der Pars villosa an, indem es dieselben weichen, zottenartigen, reichlich vaskularisierten Auswüchse besitzt. Vom morphologischen Standpunkt aus nimmt dieses Tuberculum labii superioris deshalb ein nicht geringes Interesse in Anspruch, weil es sich als unzweifelhafter Rest des embryonalen Stirnlappens ausweist. Dasselbe repräsentiert an der Lippe das Os incisivum und giebt gleich diesem seine Trennungsspuren an der inneren Seite zu erkennen.“

Ich habe nun zwar auch die Formen des Tuberculum labii superioris so stark ausgeprägt gesehen, wie LUSCHKA sie beschreibt, und die Abbildung Fig. 1, die zugleich ein Bild von einer (in MÜLLER'scher Flüssigkeit und Alkohol konservierten Lippe) des Neugeborenen überhaupt bieten soll, zeigt ein solches ausgeprägtes Tuberculum. In der Mehrzahl der Fälle aber ist es entweder nur als leichte, kaum gegen die äußere Zone vordringende Erhebung zu erkennen, oder es grenzt sich die hintere Zone an dieser Stelle in gerader Fortsetzung der übrigen Bogenlinie gegen die vordere Zone ab, und die Erhebung dahinter kann ebenfalls fehlen. Aber daß die vordere Zone in dieser Region so sehr eingeschränkt war, wie es LUSCHKA als Regel schildert, konnte ich nicht beobachten. Im obigen Präparat, wo sie ebenfalls an der Erhebung teilnimmt, ist sie hier fast so breit wie nebenan. Es kommen also hier offenbar viele Variationen vor.

Legt man eine frische Lippe vom Neugeborenen in MÜLLER'sche Flüssigkeit, so bekommt man eine sehr merkwürdige Farbdifferenzierung der einzelnen Zonen. Nimmt man nämlich die Lippe nach etwa 2 Stunden aus der Flüssigkeit heraus, so ist die äußere Haut bereits gelb gefärbt; die äußere Zone des Lippen-saumes dagegen noch schön rosa-rot, die innere Zone hat eine schmutzig braunrot-grüne Färbung, die Schleimhaut bereits eine leicht grünliche angenommen. Noch hübscher ist das Farbenspiel, das sich einstellt, wenn man nun diese Lippe nach etwa 3—4 Wochen aus der MÜLLER'schen Flüssigkeit nimmt, gut in Wasser (etwa 24 Stunden) auswäscht und dann in zunächst ziemlich verdünnten 30—40% Alkohol bringt: die äußere Haut wird im Augenblicke des Einlegens blaß-gelbgrau, bedeckt sich bald mit weißen flaumigen Flöckchen; die äußere Zone wird gelb, die innere ebenso wie die Schleimhaut grün-grau (dunkler Ton). Dieser Farbenwechsel, der beim längeren Liegen in Alkohol von gleicher Kon-

zentration allmählich schwindet und einem allgemeinen grau-grünen weicht, läßt sich durch Einlegen in konzentrierteren Alkohol nach Wochen noch hervorrufen. An einem sehr sorgsam behandelten Präparat erkennt man noch jetzt, 5 Monate nach dem Einlegen, einen gelben Schimmer über der äußeren Zone, die behaarte Haut zeigt einen feinen weißlichen Belag; die innere Zone ist hellgrau und deutlich von der mehr dunkelgrauen Schleimhaut abgegrenzt. An einem so behandelten Präparat zeigt übrigens die innere Zone sich ganz fein getüpfelt, wie mit einer feinen Nadel eingestochene seichte Löchelchen sind erkennbar; an der Schleimhaut dahinter sind die in einer wallförmigen Ringerhebung befindlichen Schleimdrüsenmündungen sehr deutlich zu sehen. Gegen die Mundwinkel zu wird die innere Zone durch Zusammenlaufen der vorderen und hinteren Konturs im äußeren Drittel rasch schmaler, und an den Mundwinkeln selbst stoßen meist äußere Zone und Schleimhaut, eventuell sogar, wenn die äußere Zone hier durch die gewöhnliche, äußere Haut verdrängt ist — was sich öfters beobachten läßt, wobei dann das „Lippenrot“ an diesen Stellen weißlich erscheint — äußere Haut und Schleimhaut zusammen. An der Schleimhautfläche namentlich der Unterlippe schiebt sich gegen die Mundwinkel hin eine dreieckige Partie ein, die mit dem sehr spitzen Winkel medial, etwa je dem inneren Drittel jeder Hälfte entsprechend, beginnt, vorn der hinteren Grenze der inneren Zone entsprechend, hinten mit einer nach unten von der Mitte her absteigenden Linie sich abgrenzt. Diese Fläche zeigt sich rauh durch zahllose kleinste punktförmige Wärzchen, etwa von der Form der Papillae fungiformes an der Zunge, aber viel kleiner als diese. Dieser Befund ist indes nicht konstant und sei hier nur der Vollständigkeit halber angeführt.

Die mikroskopischen Verhältnisse hat KLEIN sehr eingehend geschildert; da indes derselbe sie von anderem Gesichtspunkt betrachtet und keine äußere und innere Zone unterscheidet (cf. STRICKER's Handbuch, l. c.), so muß hier auf dieselben auch näher eingegangen werden und zwar sowohl bezüglich des Neugeborenen als Erwachsenen. Die beigegebene Abbildung (Fig. 2) giebt eine möglichst getreue Darstellung beim Neugeborenen, soweit sie von einem Schnitte überhaupt zu erwarten ist. Das niedere Epithel der behaarten Haut wird in der äußeren Zone etwas höher; die Papillen bleiben bis zum vorderen Umbiegungsrand ebenso nieder wie an der behaarten Haut, dann aber werden sie höher, dichter gedrängt, reichen bis etwa zur Mitte der Epitheldicke; sie

stehen senkrecht zur unteren und oberen Grenzlinie. Die Querschnitte der Muskelbündel treten hier bis fast an das Epithel heran, mit dem sie durch ein engmaschiges, dichtes Bindegewebe zusammenhängen. Zwischen Muskeln und Epithel ziehen die Blutgefäße, die größeren Stämmchen teils horizontal, teils sagittal, parallel der Grenzlinie des Epithels; die davon ausgehenden Zweigchen senkrecht gegen diese. Bei starker Vergrößerung (cf. Fig. 3) zeigen sich die Zellen in den oberen Partien etwas, aber nicht beträchtlich abgeflacht, nach unten hin zuerst annähernd rundlich, dann etwas längsoval. Alle besitzen ziemlich große Kerne; die der Basalschicht färben sich dunkler wie die übrigen. Die Zellen zeigen nicht scharf ausgeprägte Konturen und färben sich auch in ihrem Protoplasma ganz deutlich, so daß die ganze Partie ziemlich intensiv gefärbt erscheint und darin dem Epithel der äußeren Haut ähnelt. Die Hornschicht ist vollständig kernlos. Die Papillen, zum Teil von Trommelschlegelform, zum Teil von vierkantigen und abgerundeten Ausläufern an den Ecken, sind relativ kurz, sie dringen nur bis zur Mitte ein und stehen, wie bereits erwähnt, senkrecht.

Etwa nach dem ersten Drittel des oberen Randes erhebt sich plötzlich das Epithel hügelartig auf etwa die 4-fache Höhe, während zugleich die unterste Grenze sich immer stärker gegen die Cutis vorschiebt, so daß die Höhe des Epithels noch bis hinter den hinteren Umschlagsrand beträchtlich zunimmt, um dann wieder allmählich abzusinken. Mit der Epithelerhebung beginnen die schlanken, spitz zulaufenden, an ihren Enden nach vorn umgebogenen, in ihrer Gesamtrichtung etwas schräg von hinten nach vorn verlaufenden Papillen, die an einem Schnitt dicht gedrängt, an einem anderen wieder in größeren Abständen stehen, bis in die obersten Schichten eindringen oder auch scheinbar weit unten endigen. Da aber darüber meist Querschnitte von Papillen sich zeigen, darf man wohl annehmen, daß sie nur in eine andere Ebene übergehen, also auch nach der Seite ausweichen. Gegen die Schleimhaut zu werden die Spitzen wieder gerader gerichtet. Die Höhe der Papillen nimmt ab. Die Grenzlinie des Epithels, das zwischen den Fußpunkten der Papillen namentlich in der Partie bis zum hinteren Umbiegungsrand oft keulenförmige Anschwellungen zeigt, verläuft nicht mehr in annähernd gleichem Niveau weiter, sondern zeigt beträchtliche Hügel und Täler, eine Erscheinung, die gegen die Schleimhaut hin seichter-wellenförmigen Schwankungen Platz macht. Bei starker

Vergrößerung zeigt sich an der Erhebungsstelle folgendes (cf. Fig. 3): Es fasert sich die Hornschicht auf, wird kernhaltig, und weiterhin zeigen die nicht unmittelbar an der Oberfläche, sondern etwas tiefer liegenden Zellschichten, in welche scheinbar die äußere Hornschicht ausstrahlt, ein ganz merkwürdiges Verhalten: die Konturen werden starr, wie verhornt, stark glänzend, gerunzelt; die sehr langen, spindelförmigen Kerne erscheinen wie aus lauter feinsten bräunlichen Körnchen zusammengesetzt; zwischen ihnen und den flach-rhombischen Konturen, die oft kaum von den Kernen zu unterscheiden sind, so daß das Bild sehr verwaschen wird, liegt oft ein ganz farbloser Zwischenraum. Diese ganze Schicht, einem Rhombenfeld gleichend, reicht bis etwa zum hinteren Umbiegungsrand, wo sie allmählich dünner gegen die Oberfläche ausstrahlt und schließlich verschwindet. Zwischen die Papillenspitzen sendet die Schicht Ausläufer hinein, nach oben geht sie ohne scharfe Grenze in die schollige, gelblich-glänzende, hier und da, weiter hinten regelmäßig geschrumpfte, stäbchenförmige Kerne aufweisende, eigentliche Hornschicht, die eine sehr geringe Dicke zeigt, über. Die Zellen der unteren Schichten unterscheiden sich durch ihre bedeutendere Größe, ihre scharfen, feinen Grenzen, ihre Helligkeit, ihre deutliche Gerüstsubstanz zeigenden, blasseren, größeren Kerne von denen der vorigen Zone aus. In diese ziemlich helle Partie ragen dann die Papillen als dunkelblaue Zapfen (bei Hämatoxylinfärbung) hinein; diese dunkle Färbung rührt sowohl von der intensiven Tinktion der Basalzellen, als der zunächst anliegenden Bindegewebszellen her. Im Schleimhautepithel bleiben die Zellen ungefähr von der gleichen Beschaffenheit; höchstens sind sie noch etwas größer und heller, und der Übergang von den länglichen untersten zu den oberen, nie besonders flachen erfolgt allmählicher. Die vorhin beschriebene Schicht fehlt hier; nur selten erstreckt sie sich mehr oder weniger weit hier herein.

Eine sehr schön abgegrenzte Färbung dieser Schicht bekommt man bei Verwendung von Orange. Durch einen Zufall kam ich zu dieser Entdeckung. Ich wollte versuchen, etwaige blutgefüllte Kapillaren in den Papillen nachzuweisen; dabei nun bemerkte ich, daß sich die Haare intensiv gelbrot färbten, und da ich schon lange die Idee mit mir herumtrug, die rote Farbe des Lippensaumes könnte durch eine Differenz in der Verhornung bedingt sein, so versuchte ich diese Hornsubstanz-Färbung hierfür zu verwerten. Ich benutzte gesättigte Orangelösungen, in denen die Schnitte bis

zu 24 Stunden verweilten, dann wurde mit verdünntem Alkohol ausgezogen. Dabei ergab sich nun bei Tierlippen außer der Haar- und Hornschicht-Gelbfärbung eine intensiv gelbe Färbung des Stratum lucidum. Bei den Lippen des Neugeborenen nun beginnt die Rotgelbfärbung der Hornschicht der äußeren Zone in der inneren Zone tiefer in die noch kernhaltigen Schichten einzudringen, soweit eben die beschriebene Schicht mit den glänzenden, flachen Zellen reicht, und auch Ausläufer zwischen die Papillenspitzen zu senden. Zugleich zeigt es sich, daß in diesen Zellen, an manchen Stellen mehr, an anderen weniger, bröckelige, braun gefärbte Körnchenhaufen angesammelt sind, die oft den rundlichen kleinen Kern verdecken und dann Spindelform desselben auch da vortäuschen können, wo sie nicht vorhanden ist. Von großem Interesse wäre es nun zu ergründen, ob die sich färbende Substanz in diesen Zellen die gleiche ist, welche an anderen Epidermisgebilden die Durchsichtigkeit bedingt: nämlich Eleidin. Ich habe zu diesem Zwecke Versuche mit Nigrosin gemacht, was bekanntlich ein Reagens auf Eleidin sein soll, habe aber noch keine befriedigenden Resultate erzielt. Die Versuche müssen also noch fortgesetzt werden.

Die Muskelbündel weichen bald nach der Stelle, wo das Epithel sich erhöht, weiter in die Tiefe zurück, und der Raum zwischen ihnen und dem Epithel wird durch ein viel weitmäschigeres, von den Muskeln sich deutlicher abgrenzendes, zarteres Bindegewebe gefüllt. An einzelnen Präparaten scheint sich der von KRAUSE beschriebene *Musc. labii proprius* vorzufinden. Er strahlt nahe den Schleimdrüsen etwas oberhalb derselben gegen das Schleimhautepithel zu aus. An der eigentlichen *Pars villosa* dagegen findet sich kein querer noch längsverlaufender Muskel, nur das beschriebene lockere Bindegewebe vor.

### 3. Der Lippensaum beim Erwachsenen.

Ich kann nun leider nichts über die allmähliche Umbildung der Lippe von dem Zustand, wie wir ihn beim Neugeborenen, bis zu dem, wie wir ihn beim Erwachsenen vorfinden, an Präparaten erläutern und muß daher gleich auf die ganz veränderten und in ihrer Deutung, wie die angeführte Litteratur zeigt, ziemlich schwierigen Verhältnisse beim Erwachsenen eingehen.

Bei Betrachtung mit bloßem Auge zeigt sich die Partie des Lippensaumes außerhalb der Mundspalte nicht mehr wie beim

Neugeborenen in eine hintere und vordere Zone geteilt, sondern einheitlich glatt, nur von sagittalen Funktionsfalten durchzogen, die in 3 Systemen angeordnet sind. Erstlich etwa 20 lange, die vom vorderen Rand bis zur Schleimhaut reichen, zweitens zwischen ihnen in der Mitte parallel verlaufende mittlere, die von vorn etwa bis zur Mitte zwischen Mundspalte und vorderem Rand reichen, und drittens wiederum in der Mitte zwischen je einer mittleren und langen Furche, parallel zu beiden verlaufend, je eine kurze, die so weit reicht, als bei starker Kontraktion des Orbicularis der Lippen-saum zu erblassen pflegt, also etwa dem vorderen Drittel entsprechend und etwa so weit reichend, wie die Oberhaut fest mit der Unterlage verwachsen ist. In dieser Region finden sich auch horizontale und schräge Fältchen; beide überschreiten ebenso wie die vorigen das vordere Drittel nicht, aber etwas die Strecke der festen Verwachsung; die schrägen Fältchen ziehen gewöhnlich an der rechten Seite von rechts außen vorn nach der Mitte und hinten; die auf der linken von links gegen die Mitte. Doch sind Variationen sehr häufig und mannigfach. Bei der Kontraktion des Orbicularis wölbt sich die weniger fest mit der Unterlage verwachsene hintere Partie etwas über die vordere hervor, aber bei ruhenden Lippen ist normal gar keine Niveau- oder Struktur-differenz zwischen denselben zu erkennen.

Das mikroskopische Bild zeigt den freien Rand der Lippe in 2 Zonen geteilt: die vordere, etwa  $\frac{3}{4}$  der Länge von außen nach innen entsprechend, zeigt niederes Epithel und niedere Papillen, die hintere, etwa dem Teil entsprechend, der bei geschlossenem Munde hinter der Schlußlinie, also gegen die Mundhöhle zu liegt, hohes Epithel ( $2\frac{1}{2}$  mal so hoch etwa) und hohe Papillen. Eines also ist zweifellos, daß der freie oberflächliche Rand 2 Zonen besitzt, wie dies auch BLASCHKO schon beschrieben; die hintere Partie geht allerdings sehr bald in die Schleimhaut über und ist von dieser eigentlich nicht zu trennen. Gehen wir nun genauer auf die einzelnen Partien ein, so zeigt sich das Epithel an der äußeren Haut und der vorderen Zone relativ nicht höher als beim Kind, absolut aber etwas höher; die hintere Partie dagegen zeigt sich in ihrer Gesamthöhe auch absolut niedriger als beim Neugeborenen. Es ist also die weit geringere Höhendifferenz charakteristisch für den Erwachsenen. Das Epithel der äußeren Haut, die ziemlich große Talg- und reichliche Schweißdrüsen zeigt, ist von Papillen, die meist ziemlich senkrecht einstrahlen, deutlich durchsetzt im Gegensatz zum Neu-



geborenen, wo sie seichter sind und nur vereinzelt stehen und nicht so hoch (hier bis etwa zur Mitte) vordringen.

Nach der letzten Haarreihe wird das Epithel allmählich etwa ums Doppelte höher bis zu der oben geschilderten Stelle, wo dann die obere Kontur nach oben, die untere nach unten ausbiegt und dadurch die Höhe nochmals etwa ums Doppelte zunimmt, um nach der Einmündungsstelle der obersten Schleimdrüse allmählich wieder abzusinken bis zu einer Höhe, die etwa der des Epithels der äußeren Haut entspricht.

Die Papillen nehmen im allgemeinen mit der Höhe des Epithels (wenn auch stellenweise nicht ganz entsprechend) an Höhe zu, erreichen aber die oberste Grenze nirgends.

Betrachtet man die Papillen der äußeren Zone oberflächlich, so scheinen sie in deren ganzer Ausdehnung gleichartigen Charakters. Die genaue Besichtigung aber ergibt anderes. Es lassen sich nämlich zwei Zonen trennen, deren Grenzlinie etwa dem höchsten Punkt der Muskelschicht entspricht. In der vorderen Partie erscheinen die Papillen charakterisiert

1) dadurch, daß sie ziemlich senkrecht in das Epithel einstrahlen;

2) dadurch, daß ihre Höhendifferenzen nicht besonders beträchtlich sind;

3) dadurch, daß sie in ziemlich gleichen geringen Abständen angeordnet sind;

4) durch ihre Form, welche sich am besten etwa mit schmalen und ziemlich hohen Mauerzacken vergleichen läßt.

Ihnen gegenüber zeigen die Papillen in der hinteren Hälfte der vorderen Zone folgende Merkmale:

1) sie stehen schräg, von hinten unten nach oben vorn verlaufend, ihre Spitzen sind stellenweise umgebogen nach vorn;

2) ihre Höhe variiert beträchtlich, indem das Epithel bald tief in die Cutis eindringt, bald ganz seicht bleibt;

3) ihr Abstand voneinander ist bald kleiner, bald größer, und im allgemeinen weiter als in der äußeren Hälfte;

4) ihre Form läßt sich am besten mit sehr schrägen Sägezacken vergleichen.

Vergleichen wir nun das Epithel der entsprechenden Partien, so ergeben sich auch hier sehr prägnante Unterschiede.

In der äußeren Partie sind die Epithelzellen ziemlich klein, färben sich diffus, lassen sich schwer von-

einander abgrenzen und setzen in der Färbung nicht scharf gegen das Bindegewebe der Papillen ab. Die Kerne sind relativ groß, die Hornschicht ist kernlos; unter ihr liegt eine gleich breite Schicht flacher, sich sehr dunkel färbender Zellen, die wie mit schwarzen Körnchen bestreut aussehen. Ihre Kerne sind stäbchenförmig, in der Mitte öfters aufgetrieben, sehr dunkel. Orangefärbung läßt hier keine scharfe Grenze zwischen dieser und der Hornschicht erkennen.

In der inneren Partie werden die tieferen Zellen immer heller, größer, deutlicher durch helle Zwischenräume abgegrenzt, die relativ kleineren Kerne zeigen in ihrem Innern deutliches Gerüst. Die Hornschicht verbreitert sich, zeigt anfangs undeutliche, dann deutliche, stäbchenförmige Kerne, die Schicht der dunkelgefärbten Zellen verbreitert sich auch, wird durchsichtiger, so daß man die Körnchen und die dunklen schmalen Kerne deutlicher sieht. Bei Orangefärbung erscheint diese Schicht, bis in welche sich die Spitzen der Papillen erstrecken, durch ihre intensiv rotgelbe Farbe von der darüber liegenden, mehr gelbbraunen Hornschicht scharf abgesetzt; ihre Struktur erscheint wellig gestreift. Da, wo sich das Epithel plötzlich erhöht, hört diese Schicht scharf abgesetzt auf, während die zellenhaltige Hornschicht weiter auf die Schleimhaut übergeht, deren Bau nichts Erwähnenswertes aufweist.

(Die Differenzen in der Form der Papillen sind besonders an sehr dünnen Schnitten klar zu sehen, und ich bin Herrn Dr. NEUMEYER zu Dank verpflichtet für Anfertigung einiger solcher sehr schöner Schnitte.)

Die übrigen Verhältnisse sind fast die gleichen wie beim Neugeborenen. Die Muskeln weichen an der Stelle, wo die umgebogenen Papillen beginnen, allmählich weiter zurück. Denkt man sich ihre hinterste Grenze auf den freien Rand projiziert, so erreicht diese Linie denselben noch vor der Epithelerhöhung. Beim Neugeborenen fällt dieselbe in die hintere Partie der Pars villosa. Auffallend ist, daß die Schleimdrüsen viel weiter nach oben gerückt sind als beim Neugeborenen. Das Bindegewebe unter der vorderen Partie des Epithels zeigt sich straffer und dichter; hinten lockerer und feiner; aber die Differenz ist nicht so ausgesprochen wie beim Neugeborenen.

#### IV. Resultate.

##### 1. Das Verhältniß des Lippensaumes beim Erwachsenen zu dem beim Neugeborenen.

Im Anschluß an diese meine Beobachtungen möchte ich nun vor allem diejenige Frage beantworten, über welche die Ansichten am meisten auseinandergehen: die Frage nach dem Vorhandensein und nach dem Schicksal der verschiedenen Zonen am Lippensaume.

In der Litteratur finden sich folgende Ansichten betreffs der Lippen des Neugeborenen.

1) Die Schleimhaut des Mundes beginnt an der vorderen Lippenkante, es stoßen also behaarte Haut und Schleimhaut aneinander <sup>1)</sup>; einige fügen noch hinzu, daß dieser Übergang ein allmählicher ist <sup>2)</sup>. Daß diese Ansicht falsch ist, bedarf keiner weiteren Erörterung.

2) Zwischen behaarte Haut und Schleimhaut schiebt sich eine Drüsen- und haarlose Zwischenzone ein. Insofern man hierbei die Ansicht RAUBER's teilt, daß die Schleimhaut beim Neugeborenen vor die Mundspalte tritt, läßt sich über diese Anschauung in Diskussion treten; ich kann mich ihr nicht anschließen (s. u.).

3) Zwischen Haut und Schleimhaut schieben sich zwei Zonen ein, von denen die äußere durch niederes Epithel und niedere Papillen und, wie ich oben gezeigt habe, auch durch die Beschaffenheit dieses Epithels (seine Hornschicht, seine Tinktionsfähigkeit, seine Zellbeschaffenheit) und der Papillen (ihren gleichmäßigen Abstand, ihr senkrechtes Eindringen, ihre Form und nach KRAUSE auch durch die nur in ihnen sich findenden Tastkörperchen), die innere durch hohes Epithel und hohe Papillen (ferner durch die Größe, Helligkeit, scharfe Begrenzung der Zellen, die eigentümliche Zellschicht und die darüber liegende kernhaltige Hornschicht, andererseits durch die langen, oben umgebogenen, weniger regelmäßig angeordneten, durch bald breite, bald schmale Epithelwülste getrennten spitzen Papillen) charakterisiert ist. Dieser Einteilung schließe auch ich mich an.

---

1) cf. GEGENBAUR, CRUVEILHIER, QUAIN, a. a. O.

2) cf. SAPPEY, REMY, a. a. O.

4) Haut und Schleimhaut sind durch drei Zonen getrennt (LOEWY), die auf die Haarzone folgende Zone mit nur kleinen Härchen, aber sehr großen Drüsen, die oben beschriebene äußere und innere Zone. Diese Einteilung halte ich zwar für haltbar, aber gekünstelt. Man sieht diese Zone bei bärtigen Männern oft recht deutlich als einen feinen, oft durch geringere Pigmentansammlung weißlichen Streifen dem scharfen Rand der Lippen parallel laufen. Aber es ist doch viel einfacher, diese, ich möchte sagen quantitative Verschiedenheit, die oft besonders im mikroskopischen Bild kaum nachweisbar ist, nicht so zu betonen und die behaarte Haut einheitlich den übrigen Zonen gegenüberzustellen.

Beim Erwachsenen scheinen nun die Verhältnisse viel einfacher, da ja die deutlich getrennten zwei Zonen, äußerlich sichtbar, nicht mehr existieren. In Wirklichkeit aber wird es sehr schwierig, die Frage zu beantworten: was denn eigentlich aus diesen 2 Zonen wird, wie sich der Lippensaum des Erwachsenen zu dem des Kindes verhält, mag man ihn nun bis zur Schlußlinie des Mundes oder bis zur Schleimhaut reichen lassen, d. h. die ganze freie Kuppe darunter verstehen.

Die Antworten, welche die verschiedenen Autoren hierauf geben, sind alle unbefriedigend. LUSCHKA meint, durch „Einziehung der Lippen verschwinde die innere Zone, der Lippensaum des Erwachsenen (außerhalb der Schlußlinie) entspräche der äußeren Zone. MERKEL spricht seine Ansicht wenigstens klar aus: die äußere Zone wächst auf Kosten der inneren, die schließlich ganz schwindet. RAUBER geht von der einfachen Zone aus und nimmt nur beim Neugeborenen ein vorübergehendes Nachaußensehen der Schleimhaut an; für ihn ist die Frage demnach gegenstandslos. BLASCHKO ist der einzige, der 2 Zonen auch beim Erwachsenen beschreibt. Aber er meint offenbar die ganze freie Kuppe ohne Rücksicht auf die Schlußlinie; was er als hintere Zone bezeichnet, fassen offenbar die übrigen als Schleimhaut auf.

Alle diese Anschauungen hatten für mich etwas Widernatürliches, und ich war daher bestrebt, auf verschiedenen Wegen meine Ansicht über die Sache zu begründen. Dieselbe ist folgende: Die vordere Zone wächst nicht auf Kosten der hinteren, sondern beide etwa gleich stark; der Lippensaum des Erwachsenen außerhalb der Schlußlinie besteht normal eigentlich auch noch aus 2 Zonen, eben jenen wie beim Kinde, nur daß die innere sich in

ihrem gröberen und feineren Bau infolge ihrer exponierten Stellung dem der äußeren Zone sehr genähert hat. Derjenige Teil der inneren Zone des Neugeborenen, welcher innerhalb der Schlußlinie verbleibt oder während des Wachstums der Lippen dahin gewendet wird, behält die Struktur der *Pars villosa* des Neugeborenen ungefähr bei.

Für diese Ansicht sprach anfangs sehr wenig; dagegen so gut wie alles: makroskopisch zeigte sich die Partie beim Erwachsenen einheitlich, mikroskopisch reichte das niedere Epithel und die niederen Papillen bis zu der Stelle, die sich als Schlußlinie erwies; keiner der Autoren vertrat meine Ansicht. BLASCHKO erwähnt zwar die 2 Zonen, und so wie er sie meint, ist ihr Vorhandensein ebenso über allen Zweifel erhaben, wie die beim Kinde, aber mit meiner Anschauung deckte sie sich nicht.

Aber mit der Zeit sammelte ich eine Reihe von Beobachtungen, die mich bestärkten. So zeigte es sich, daß sich oft bei scheinbar einheitlichem Lippensaum — ich verstehe darunter jetzt immer speziell den Teil außerhalb der Schlußlinie — sich doch noch geringe Differenzen zwischen vorderer und hinterer Hälfte desselben zeigten: bald beruhten diese auf einer geringen Farbdifferenz, bald auf Andeutungen einer Grenzlinie, die häufig nur gegen die Mundwinkel zu oder seltener nur in der Mitte vorhanden war; überall ließ sich ein festeres Anhaften der äußeren Partie konstatieren. Schließlich aber war am meisten bekräftigend das Aussehen der sogenannten Doppellippe. Die von LUSCHKA als „erworbene“ bezeichneten und von MERKEL als durch Drüsengewucherung oder Bindegewebsdehnung entstandenen Doppellippen, bei denen hinter dem eigentlichen Lippensaum, also hinter der Schlußlinie, die Schleimhaut hervortritt, sind hierbei als ganz andersartige Bildung, die mißlicherweise nur die gleiche Bezeichnung hat, vollständig auszuschalten. In Betracht kommen die durch Hemmungsbildung entstandenen. Dabei zieht eine scharfe Grenzlinie etwas vor der Mitte des Lippensaumes oder auch, dem äußeren Drittel entsprechend, parallel zum vorderen Rand, von einem Winkel zum anderen; dabei kann die hintere Zone über die vordere emporragen oder im gleichen Niveau annähernd stehen. Das Aussehen gleicht also dem, wie es beim Neugeborenen vorliegt; dabei aber ist in der gesamten Lippenform nichts geändert, die hintere Partie zeigt makroskopisch genau die gleichen Verhältnisse wie der gewöhnliche Lippen-

saum, nicht, wie fälschlich angegeben wird, das Aussehen eines Schleimhautwulstes; sie ist nicht feucht, rauh und rissig, schilfert auch nicht ab, wie das bei der ektropionierten eigentlichen Schleimhaut der Fall zu sein pflegt. (Diese tritt zu Tage bei der erworbenen Doppellippe und zwar bei dem zweiten Grade derselben, d. h. wenn auch bei geschlossenem Munde die Schleimhaut vor der Schlußlinie liegt; sie zeigt sich dann gerunzelt, stellenweise noch feucht, schilfert ab. Nur einmal sah ich einen Fall, wo trotz solcher Ektropionierung die Schleimhaut an Ober- und Unterlippe glatt, glänzend, feucht blieb und nicht schilferte, wahrscheinlich durch besonders reichliche Entwicklung und Sekretion der Schleimdrüsen.) Die Gesamtbreite des Lippensaumes bleibt die gleiche, die der äußeren und inneren Zone entspricht etwa derjenigen, welche die angedeuteten Zonen bei scheinbar homogenem Lippensaum besitzen. Aus diesen Hemmungs-Doppellippen läßt sich nun zweierlei mit Sicherheit schließen, nämlich:

1) daß sich der gewöhnliche Lippensaum in seiner normalen Form aus beiden Zonen bilden kann;

2) daß die innere Zone sich so umwandeln kann, daß ihre Beschaffenheit den Charakter annimmt, welchen das „Lippenrot“ für gewöhnlich aufweist.

Hätte ich nun so eine stehen gebliebene Doppellippe zur Untersuchung gehabt, so hätte sich die Frage wohl sehr rasch lösen lassen. Die Untersuchung einer derartigen Lippe wäre schon interessant, um zu sehen, ob die Doppellippe durch Bestehenbleiben des hohen Epithels, oder durch Bindegewebswucherung in der hinteren Partie, oder durch stärkeres Einsinken der vorderen zustande kommt. Ließe sich an ihr aber nachweisen, daß Epithel und Papillen an der hinteren Zone die gleichen Veränderungen zeigen, wie wir sie sonst vor der eigentlichen Schleimhaut beim Erwachsenen finden, dann wäre ja der sichere Beweis geliefert, daß die innere Zone infolge der Berührung mit der Luft, ebenso wie dies z. B. bei Ektropionierung der Vagina, der Conjunktiva der Fall sein soll, einen der äußeren Haut ähnlicheren Bau annimmt, und aus dem Wahrscheinlichkeitsbeweis, den wir auf die makroskopischen Verhältnisse hin stellen, daß die innere Zone zur Bildung des Lippensaumes beiträgt, wäre ein Sicherheitsbeweis geworden.

Wir haben indes hierfür noch andere Belege, wenn uns auch der hauptsächlichste, der Nachweis der schrittweisen Fortent-

wicklung durch Präparate von Kinderlippen aus verschiedenen Altersstufen noch mangelt.

Betrachtet man nämlich den Sagittalschnitt beim Neugeborenen und beim Erwachsenen, so zeigt sich in den topographischen Verhältnissen der unter dem Lippensaum liegenden Gebilde, namentlich der Muskeln, keine Veränderung, die für ein stärkeres Wachstum der vorderen Partien spräche. Die hinterste Grenze der Muskelbündel fällt dort, in der Projektion, in die hinteren Partien der hinteren Zone; hier würde sie in die vordere Zone noch hineinfallen. Das lockere Bindegewebe entspricht dort der hinteren Zone; hier würde es einer langen Strecke der vorderen entsprechen. Da also die Unterlage nicht im entsprechenden Sinn nach hinten rückt, so müßte man ein alleiniges Wachsen des Epithels und der Papillen der vorderen Zone nach hinten annehmen. Ist es nun wahrscheinlicher, dies anzunehmen, oder eine Umwandlung des nach außen sehenden Epithels der hinteren Zone? Doch wohl das letztere!

Indes auch diesem Beweis kann kein höherer Wert als der eines Wahrscheinlichkeitsbeweises beigelegt werden, obwohl im Zusammenhalt mit dem vorher erbrachten er die Ansicht schon wesentlich stützt. Mit Sicherheit aber glaube ich aus den oben eingehend dargelegten feinen Struktur-differenzen auf die Richtigkeit meiner Anschauung schließen zu können: die gleichen Unterschiede, wie sie die Epithelzellen, die Hornschicht, die Schicht der stark glänzenden, starr begrenzten Zellen schon beim 9-monatlichen Fötus in der vorderen und hinteren Zone zeigen, die treffen wir wieder an der Partie, deren Scheidung oben genau dargelegt. Und ebenso wie die Epithelunterschiede deutlich hervortreten, so auch die in der Form der Papillen. Eventuell könnten auch die behaupteten Nervenendkörperchen-Unterschiede eine Differenzierung gestatten. Doch fehlen mir darüber eigene Erfahrungen.

## 2. Die Farbe des Lippensaumes.

Nicht so exakt läßt sich eine andere Frage lösen, die auch die Autoren offenbar interessiert, ohne daß aber eine eingehendere Würdigung von einem derselben vorgenommen worden wäre: die nach dem Zustandekommen der roten Farbe des Lippensaumes. Nach Übereinstimmung aller ist die nächste Ursache die bedeutende Vermehrung des Blutgehaltes der gesamten Partie. Außerdem

werden noch folgende Momente als beiträgend angenommen: das Durchscheinen des *Musc. orbicularis* von SAPPEY; ja dieser schreibt dem Durchscheinen des Muskels einerseits in dem Lippensaum, der Schleimdrüsen andererseits in der Schleimhaut eine größere Bedeutung für die Farbe zu als dem Blutgehalt. Betreffs der Muskelschicht ist zu beachten, daß dieselbe nur der äußeren Partie sehr eng anliegt, und danach müßte also diese besonders beim Neugeborenen und beim Kinde intensiver rot sein als die innere, was nicht der Fall ist. Ferner behält der Lippensaum auch nach Ablösung von der Muskelschicht seine rote Farbe; ferner ist doch zwischen die Muskellage und das Epithel eine Bindegewebsschicht eingeschaltet, die ein Durchschimmern ziemlich verhindert. Und schließlich läßt sich allerdings an der Schleimhaut zeigen, daß sie so durchsichtig ist, daß die unmittelbar darunter liegenden Gebilde, Blutgefäße und Drüsen, durch sie deutlich hindurchgesehen werden können und ihre Farbe daher auch infolge der weißlichen Drüsen eine nicht so gleichmäßige und intensiv rote ist; vom Lippensaum aber gilt nicht das Gleiche: bei ihm scheinen nicht die Gefäße als solche durch, dazu ist er eben alsbald nicht mehr durchsichtig genug, sondern es erscheint nur ein diffuser roter Ton; wäre er wirklich so durchsichtig, dann würde man, ebenso wie an der Schleimhaut, die Gefäßstämmchen und dazwischen die blasseren Stellen erkennen. Da nicht einmal dies der Fall ist, so ist es auch deshalb höchst unwahrscheinlich, daß der viel tiefer gelegene Muskel noch durchschimmern sollte. Wenn also auch SAPPEY's Anschauung betreffs der Farbe der Schleimhaut, daß diese nämlich durch die durchscheinenden Drüsen weniger lebhaft rot sei, sich anerkennen läßt, so gilt dies nicht für seine Ansicht von der Farbe des Lippensaumes. Auch mit seiner Behauptung, daß in der Schleimhaut die Gefäßentwicklung ebenso stark sei wie im Lippensaum, steht er den Angaben der übrigen Autoren, welche gerade auch in der bedeutend stärkeren Gefäßentwicklung etwas für diesen Charakteristisches finden, direkt entgegen. REMY scheint auch einigermaßen an den Einfluß des durchschimmernden Muskels zu glauben. Seine Ansicht von dem Durchsichtigerwerden der Lederhaut ist so unklar, daß man nichts damit anzufangen weiß, namentlich da er gleich darauf sagt, die rote Farbe komme von dem Durchschimmern des Blutes in den Papillen.

GERLACH drückt sich ebenfalls unklar aus; er sagt, die rote Farbe rühre von dem Durchschimmern des Blutes durch die be-



trächtlich dünner gewordene Epidermis her. In dieser Fassung ist die Behauptung natürlich nicht richtig; es ist nun aber möglich, daß er meint, über den Papillen seien die Zelllagen dünner als an der äußeren Haut. Dies ließe sich für den Neugeborenen, namentlich betreffs der inneren Zone, aufrecht halten, besonders wenn man noch den Umstand betont, daß in den umgebogenen Spitzen die Capillaren ganz nahe der Oberfläche eine Strecke weit dieser parallel laufen, so daß ein viel bedeutenderer Querschnitt derselben wirksam ist, als wenn sie gerade verliefen. (Dieser Umstand mag wohl auch zur intensiveren Färbung der inneren Zone beitragen, die übrigens hauptsächlich durch die bedeutendere Größe der Papillargefäße und durch größere Durchsichtigkeit des Epithels bedingt ist — alles auf den Neugeborenen bezogen.) Für den Erwachsenen ist die Ansicht nicht gut zu begründen (s. u.).

Soll ich nun meine Anschauung über die Ursachen der roten Farbe wiedergeben, so muß ich vor allem betonen, daß ich nicht in einem, sondern in einer Reihe zusammenwirkender Umstände die Ursachen suche. Diese wären nun:

1) Die außerordentlich reichliche Anhäufung von Blutgefäßen im Lippensaum, die nicht nur durch die Vermehrung (und bedeutendere Größe) in den einzelnen Papillen, sondern auch durch das nahe Zusammenrücken der letzteren eine so beträchtliche wird.

2) Das nähere Heranrücken der Papillenspitzen an die Oberfläche, was namentlich beim Kinde in Betracht kommt. Beim Erwachsenen rücken die Spitzen nicht viel näher an die Oberfläche, vielleicht sogar nicht einmal so nahe, wie an der behaarten Haut. Deshalb ist es unbedingt nötig, noch ein drittes Moment unter den Ursachen zu suchen, und dieses glaube ich zu finden in

3) einer gewissen Durchsichtigkeit des Epithels. Daß diese vorhanden ist, zeigt sich auch beim Neger, wo zwar die Farbe infolge des zwischenliegenden Pigmentes nicht rot ist, aber der Lippensaum ein durchscheinendes Aussehen bietet. Fraglich ist es nur noch, worauf diese Durchsichtigkeit beruht: auf einem Durchscheinendbleiben der Zellen oder auf der Einlagerung von Eleidin in die Hornschicht, so daß hier ähnliche Verhältnisse vorliegen wie etwa am Nagel? Es ist dies das Wahrscheinlichere, und ich verweise auf die eigentümliche Färbung mit Orange. Die Nigrosinfärbungen werden hier vielleicht Aufschluß geben.

### 3. Talgdrüsen, Papillen, Muskulatur am Lippensaum.

Einzelne Angaben wären hier noch zu beleuchten: KRAUSE schreibt dem Lippensaum in seinem äußeren Teil Talgdrüsen zu; er steht mit dieser Behauptung, insofern er dies als Regel betrachtet, ganz allein da. KÖLLIKER hat einmal dies beobachtet und es als Seltenheit beschrieben. LUSCHKA und andere bezeichnen es ebenfalls als Seltenheit, und ich selbst habe in keinem meiner Präparate ein Gleiches gefunden. BLASCHKO meint, für gewöhnlich seien in der vorderen Zone keine echten Papillen; dagegen muß ich anführen, daß ich in allen Präparaten dieselben sehr deutlich ausgeprägt und oft Blutgefäße, ja sogar Nervenfasern in sie habe einstrahlen sehen.

MERKEL giebt an, die Muskulatur ende da, wo der rote Lippenrand beginnt, eine Behauptung, die nach allen übrigen Schilderungen nicht zutrifft; vielmehr reicht dieselbe ja ganz nahe an die äußere Zone heran. Betreffs des *Musculus labii proprius* cf. KRAUSE (s. o. S. 357).

Es wären vielleicht noch einige Punkte hier zu erwähnen, in denen die Angaben des einen oder anderen Autors mit den wirklichen Verhältnissen nicht übereinstimmen, dieselben lassen sich aber nach den oben gebrachten möglichst genauen Schilderungen leicht berichtigen.

### 4. Die Herkunft der beiden Zonen des Lippensaumes.

Zum Schlusse möchte ich noch zu der Frage nach der Herkunft der beiden Zonen und der Ursache ihrer Entstehung übergehen. Dieselbe ist bis jetzt noch von niemand behandelt worden. Und doch hebt erst ihre Lösung den Befund in den Kreis eines allgemeineren Interesses empor, das bisher der zwar merkwürdigen, aber zusammenhangslos dastehenden Thatsache vollständig abging, ein Umstand, der seinerseits wieder ein ursächliches Moment für die geringe Bekanntheit der Sache abgegeben hat.

Da wir die ausgeprägten Zonen nur beim Neugeborenen und beim Kind bis etwa zum Alter von 1 Jahr vor uns haben, können wir die Verhältnisse beim Erwachsenen einstweilen ganz außer acht lassen. Beginnen wir mit der Frage nach der Herkunft der inneren Zone, da diese viel leichter zu beantworten ist. LUSCHKA und RAUBER sind die einzigen, welche diesen Punkt allerdings nur

ganz nebenher streifen. LUSCHKA sagt, die innere Zone erweise sich „gleichsam als eine Umstülpung der Schleimhaut“, RAUBER sieht dieselbe als die umgestülpte Schleimhaut selbst an. Sieht man nur einmal eine Lippe beim Neugeborenen, so kommt einem sofort der Gedanke, es handle sich hier um eine Ektropionierung. In dieser Anschauung wurde ich nicht nur durch die Andeutungen obiger Autoren, sondern durch einige Thatsachen bestärkt, welche dies geradezu sicher beweisen. Da ist zunächst

1) die bedeutende Breite des Lippensaumes in der Mitte, seine Schmalheit an den Mundwinkeln auffallend; die einfachste Erklärung hierfür ist die, daß sich die Lippen um die beiden Mundwinkel als fixe Punkte nach außen gedreht haben, dabei konnte es nur in der Mitte zu einer größeren Exkursion und zu einem Vorziehen der Schleimhaut kommen.

2) Die Lippen sind um ihre vordere Fläche geknickt, so daß der obere resp. bei der Oberlippe der untere Teil nicht als die geradlinige Fortsetzung der übrigen Partie erscheint, sondern nach vorne umbiegt.

3) Damit unmittelbar im Zusammenhang steht die Thatsache, daß die Oberfläche der freien Ränder, also die beiden Lippensäume, nicht flach aufeinander liegen, sondern einen nach vorn offenen Winkel miteinander bilden.

[4) Schließlich kann als Beweis für die Ektropionierung die außerordentliche makroskopische und mikroskopische Ähnlichkeit der hinteren Zone mit der Schleimhaut ihrerseits herangezogen werden.]

Danach würden wir also die hintere Zone als ein Derivat der Schleimhaut bezeichnen müssen, was ja durch die namentlich direkt nach der Geburt vorhandene außerordentliche Ähnlichkeit schon von vornherein sehr wahrscheinlich war. Es wäre hier nur noch zu bestimmen, ob es sich nicht um ein Stück Schleimhaut selbst handelt (RAUBER). Das ist nach meiner Ansicht nicht der Fall. Denn fast stets hört die Schicht der eigentümlich glänzenden Zellen in der eigentlichen Schleimhaut auf, ferner zeigt auch das Epithel sonst, wenn auch geringe, Verschiedenheit; dagegen spricht auch namentlich das Verhalten dieser Zone beim Erwachsenen, wo die dunkel sich färbenden Zellen scharf abgesetzt vor der Schleimhaut endigen. Endlich wäre die Thatsache zu berücksichtigen, daß die eigentliche Schleimhaut, wenn sie ektropioniert wird, fast stets schilfert, während dies bei der inneren Zone nicht ist.

Sind wir uns so relativ leicht über die Herkunft der hinteren Zone klar geworden, so ist dies viel schwieriger bei der vorderen. Makroskopisch würden wir annehmen, sie sei auch ein Schleimhautderivat; aber warum dann die scharfe Trennung von der hinteren Zone? Mikroskopisch würde man nach ihrem Bau, welcher dem der äußeren Haut recht ähnlich ist, auf die Vermutung kommen, es handle sich vielleicht um ein Derivat der äußeren Haut. Es spräche sogar dafür, daß sich hier und da Talgdrüsen und sogar einzelne Haare in der äußeren Zone gefunden haben. Aber wenn man sich wieder die Verhältnisse beim Erwachsenen ansieht, wo zwischen hinterer und vorderer Zone gar kein Unterschied ist und man doch weiß, daß die erstere von der Schleimhaut stammt, diese also sich ganz so umwandeln kann, wie die äußere Zone von Anfang ist, wenn man ferner bei jungen Föten sieht, daß ihr Bau noch dem der Schleimhaut ähnelt — dann kehrt man wieder von dieser Anschauung zurück.

Auf diese Weise, durch Spekulation, läßt sich hier nichts erreichen; man kommt über die Zweifel nicht hinaus. Da ist denn der nächste Gedanke, zu sehen, wie denn die Verhältnisse bei den Tierlippen liegen und ob vielleicht da eine Aufklärung zu erwarten ist. Diese Hoffnung erfüllt sich denn auch. Es zeigt sich nämlich, daß bei den Affen auch ein Lippensaum zu finden ist, aber nur ein einfacher: eine Übergangszone, die ebenfalls durch ihre Glätte, besonders hohe Papillen und erhöhtes Epithel charakterisiert ist. Es fragt sich nun weiter: was wird aus dieser beim Menschen? Da wir nun sicher wissen, daß die innere Zone durch Ektropionierung sich aus der Schleimhaut herleitet, so ist nichts näherliegend als anzunehmen: die äußere Zone ist das Rückbleibsel jener Übergangszone, die sich bei den Affen schon findet, an sie hat sich dann durch die Umstülpung der Lippen die innere Zone, das Derivat der Schleimhaut, angeschlossen. Nun könnten über diese Ansicht nur noch deshalb Zweifel bestehen, weil ja der Bau der äußeren Zone ziemlich dem der äußeren Haut ähnelt. Da wäre nun zunächst zu erwidern, daß makroskopisch eine bedeutende Differenz besteht, ferner daß wir es offenbar mit einem Rückbildungsprozeß zu thun haben, der die äußere Zone, die ja den gleichen Insulten ausgesetzt ist wie die behaarte Haut, ihrer Funktion möglichst günstig anzupassen sucht. Und was spräche dagegen, da wir doch vor uns eine ganz ähnliche Umwandlung der anfangs ganz schleimhautähnlichen inneren Zone sich abspielen sehen?

## 5. Die Bedeutung des doppelten Lippensaumes.

Die Herkunft der beiden Zonen wäre somit erläutert, aber nun zum „Warum?“ Weshalb kommt es beim Menschen zur Ektropionierung und zur Bildung einer zweiten Zone? Es ist klar, daß da wieder nur der Vergleich mit dem Tier und dabei nur die Ergründung des etwaigen Zweckes dieser Übergangszone zum Ziele führen kann.

Es sei zunächst erwähnt, daß es Tierlippen giebt ohne Übergangszone, solche mit einfacher Übergangszone — mit doppeltem Lippensaum aber ist nach meinen bisherigen Erfahrungen nur die Menschenlippe ausgestattet, eine Thatsache, die allein schon hohes Interesse erwecken muß. Nun fragt es sich, ob diese Thatsachen nicht mit irgend welchen anderen, die vielleicht in kausalem Verhältnis stehen können, zusammenzubringen sind. Dabei wird man dann an die Funktionen der Lippen denken — und bei diesen wieder an ihre erste und wichtigste: das Saugeschäft. Und wirklich lassen sich hochwichtige Beziehungen zwischen dieser Funktion der Lippen und dem Auftreten des Lippensaumes finden. Es zeigt sich nämlich, daß bei Tieren, deren Zitzen sehr lang sind, der Lippensaum fehlt; bei solchen mit kurzen Zitzen ist die Übergangszone vorhanden. Diese merkwürdige Beziehung ließe sich etwa folgendermaßen erklären. Bei den langen Zitzen, die vollständig ins Maul genommen werden können, genügt der einfache senkrechte Verschuß wie durch zwei Schleusen, um den luftdichten Abschluß herbeizuführen. Die oberste Kuppe dieser meist nach oben verjüngten Lippen ist haarfrei; eine Erscheinung, die immer der Partie zukommt, welche die Warze umschließt, da ja Haare sehr hinderlich für das genaue Schließen wären. Bei kurzen Zitzen sind die Verhältnisse nicht mehr so einfach; es muß ein Stück von der Brust mitgefaßt werden, um das Abgleiten zu vermeiden. Dabei müssen die Lippen, um dem breiteren Kegel sich anlegen zu können, bereits etwas umgebogen werden, so daß schon eine leichte Ektropionierung zustande kommt. Außerdem aber müssen hier die Lippen ein viel feineres Tastvermögen besitzen, da es nicht mehr mit dem einfachen Zudrücken gethan ist, sondern schon eine ziemlich komplizierte Faßbewegung nötig wird. Deshalb zeigen sich die Papillen, deren Hauptzweck jedenfalls ist, als Nervenendträgerinnen zu wirken, hier besonders entwickelt. Beim Menschen nun kommt es nochmals zu einer wei-

teren Umstülpung. Auch dafür liegen bedingende Momente vor. Einerseits nämlich ist die Warze beim Weib relativ viel kürzer, als bei den Tieren, selbst den Affen; die Brust aber ist viel straffer, und es kann von ihr nichts mitgefaßt werden; ihre vordere Wand ist ferner fast senkrecht und eben, wenigstens soweit die Lippen mit ihr in Berührung kommen. Andererseits ist der Kiefer beim menschlichen Neugeborenen ebenfalls viel senkrechter als bei den Tieren, wenn bei diesen auch in der Saugzeit relativ, gegen später, ein weniger spitzer Winkel zwischen Ober- und Unterkiefer besteht. Wenn es nun beim Saugen zur Verbindung zwischen diesen beiden fast senkrechten Partien kommen soll, so müssen die Lippen rüsselförmig vorgeschoben werden, dabei aber dreht sich, da sie peripher befestigt sind, ihr vorderer Rand nach oben resp. unten, ihre innere Fläche aber wird nach außen umgestülpt, und es kommt jetzt die äußere Zone so weit nach oben resp. unten, daß sie gar nicht mehr mit der Brust in Berührung gelangt. Sie ist also unnötig geworden, und damit ihre Rückbildung angebahnt. Der ektropionierte Teil der Schleimhaut muß jetzt ihre Funktion übernehmen, als Greifapparat zu wirken; daher die hohen Papillen.

LUSCHKA meint, die Rauigkeit der inneren Zone befähige diese zum festeren Haften an der Brust. Dies mechanische Moment, dem ich die Weichheit als wichtiger anreihen möchte, wird natürlich auch vorhanden sein. Aber die Papillen sind damit nicht erklärt. Diese hielt ich eine Zeit lang für die Träger des Reflexapparates für die Saugbewegung. Aber Versuche an Neugeborenen zeigten, daß Berührung der Lippen wohl ein Schließen derselben, aber keine Saugbewegungen auslöst; dies geschieht vielmehr erst bei Berührung des Zahnfleisches und der Zunge. Auf diese Weise kann man die vorliegenden Verhältnisse erklären; doch muß ich bezüglich dessen, was über die Tierlippen gesagt ist, mir vorbehalten, durch weitere Untersuchungen das Gesagte zu bestätigen.

Bei Annahme dieser Theorie, nach welcher die Doppellippe als ein dem Säugling speziell zukommendes und für seine Verhältnisse angepaßtes Organ sich darstellt, erklärt sich ungezwungen auch noch ein Weiteres: die Rückbildung dieser Verhältnisse beim Erwachsenen; bei ihm haben die Lippen nicht mehr diese Funktion, und damit ist auch die Bildung, die für das Sauggeschäft berechnet ist, überflüssig geworden, es tritt eine Art Inaktivitätsatrophie ein. Bemerkenswert ist, daß es noch eine andere speziell für das Sauggeschäft bestimmte Bildung giebt, die analog

der Doppellippe späterhin schwindet: die als Saugpolster bezeichneten Fettklumpen, welche in die Wangen des Säuglings eingelagert sind.

LUSCHKA hat über den Zweck des Lippensaumes wenigstens eine Ansicht geäußert, die ich hier mehr als Merkwürdigkeit noch anfügen möchte: er hält ihn für „das veredelte Äquivalent der in der Tierwelt so mannigfaltig die Mundöffnung umgebenden Tastapparate“. Sonst bringt kein Autor etwas diesbezügliches.

Ob meine Theorie über den Zweck und die Entstehung des Lippensaumes sich als richtig erweisen wird, das müssen noch weitere Untersuchungen ergeben, an denen sich hoffentlich auch Andere beteiligen werden. Die Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit war es, das Interesse für den viel vernachlässigten Lippensaum zu erwecken, und wenn mir dies gelungen ist, so wird mir das eine hohe Befriedigung gewähren.

---

Zum Schlusse erübrigt mir noch die angenehme Pflicht, allen denen zu danken, welche mir bei der Ausführung der Arbeit behilflich waren. Die Anregung zur Beschäftigung mit den Lippen verdanke ich Herrn Professor J. RANKE. Herr Professor R. HERTWIG hat mir in außerordentlich liebenswürdiger Weise Material und Arbeitsgelegenheit verschafft. Herr Generalarzt Dr. FRIEDRICH, Herr Dr. BÖHM, Prosektor am anatomischen Institut und Herr Privatdozent Dr. HOFER waren mir in vielfacher Hinsicht durch Rat und That behilflich. Ihnen allen gestatte ich mir meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Zu ganz besonderem Danke bin ich noch Herrn Professor VON KUPFFER für die Annahme dieser Arbeit als Dissertation und sein reges Interesse für dieselbe verpflichtet.

---

### Litteratur.

---

- 1) GEGENBAUR, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 3. Aufl. Leipzig 1888.
  - 2) QUAIN, Elements of Anatomy. London 1882.
  - 3) CRUVEILHIER, Anatomie descriptive. 3. édit. Paris 1852.
  - 4) SAPPEY, Traité d'anatomie descriptive. Paris 1857—1864.
  - 5) REMY, Manuel des travaux pratiques d'histologie. Paris 1889.
  - 6) HEITZMANN, Mikroskopische Morphologie des Tierkörpers in gesundem und krankem Zustand. Wien 1883.
  - 7) LUSCHKA, Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. III, 2. Abt. Tübingen 1867.
  - 8) — Über die Leichenveränderungen an den Mundlippen Neugeborener. Zeitschr. f. rationelle Medizin, 3. Reihe, Bd. XVIII.
  - 9) BLASCHKO, Beiträge zur Anatomie der Oberhaut. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXX. Bonn 1887.
  - 10) LOEWY, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Oberhaut. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXXVII. Bonn 1891.
  - 11) WERTHEIMER, De la structure du bord libre de la lèvre aux divers âges. Arch. gén. de méd. Paris 1883. (Mir nicht im Original zugänglich, sondern nur nach BLASCHKO's Citaten bekannt.)
  - 12) KLEIN, E., Die Mundhöhle. STRICKER's Handbuch der Anatomie. Leipzig 1871.
  - 13) — — Zur Kenntnis des Baues der Mundlippen des neugeborenen Kindes. Sitzungsberichte der Wiener Akad., mathem.-naturwiss. Klasse, Band LVIII, Dezember 1868.
  - 14) GERLACH, Handbuch der speziellen Anatomie des Menschen in topographischer Behandlung. München-Leipzig 1891.
  - 15) MECKEL, Handbuch der topographischen Anatomie des Menschen. Braunschweig 1890.
  - 16) KRAUSE, W., Handbuch der menschlichen Anatomie, Bd. II. Hannover 1879.
  - 17) RAUBER, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 4. Aufl. Leipzig 1892.
  - 18) MINOT, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1894.
-



## Beschreibung der Abbildungen

zu Taf. IX.

Fig. I. Ober- und Unterlippe eines Neugeborenen. In MÜLLERscher Flüssigkeit und dann in Alkohol gehärtetes Präparat. Natürliche Größe. *a* äußere Zone (Pars glabra) an der Oberlippe, *a'* äußere Zone (Pars glabra) an der Unterlippe, *i* innere Zone (Pars villosa) an der Oberlippe, *i'* innere Zone (Pars villosa) an der Unterlippe, *Tb* Tuberculum labii superioris, in die Pars glabra vorragend, seitlich durch Furchen scharf abgegrenzt. An der Pars glabra der Unterlippe sieht man sehr schön die kleinen Fältchen, an der Pars villosa der Oberlippe die tiefen und mäßig tiefen Furchen.

Fig. II. Sagittalschnitt durch die Unterlippe des Neugeborenen. Färbung Hämatoxylin-Orange. Zeiss  $a^* \frac{9}{10}$  Obj. 4. Okul., Tubus eingeschoben. *a* Pars glabra mit dem niederen, intensiv gefärbten, niedere Papillen zeigenden Epithel. Papillen senkrecht eindringend. *i* Pars villosa: Epithel hoch, blaß mit Ausnahme der unter der hier nur mehr sehr dünnen Hornschicht liegenden, durch Orange gefärbten Zellschicht, die bei dieser Vergrößerung wie ein dunkler Streifen an der Oberfläche hinzieht; die Kontur zwischen Cutis und Epithel zeigt starke Hügel und Thäler. Die Papillen sehr hoch, dünn, spitz, oben umgebogen. Stellenweise Querschnitte derselben (*q*), *H* behaarte Haut mit niederem Epithel, Haaren, Talgdrüsen (*t*). *S* Schleimhaut: Epithel und Papillen werden niederer; letztere wieder gerade, die Kontur ebener. Eine Schleimdrüse *D*. *d* dichtes Bindegewebe unter der äußeren Zone. *l* lockeres Bindegewebe unter der inneren Zone. Die von *l* nach dem Bindegewebe gezogene Linie trifft die innere Zone im hinteren Teil; sie ist die Projektion der hinteren Muskelgrenze. *g* Gefäße, *m* Muskelbündel.

Fig. III. Übergangsstelle der äußeren in die innere Zone bei starker Vergrößerung. Zeiss Obj. D. Ok. 2. Gleiches Präparat wie Fig. II. *a* äußere Zone mit kernloser Hornschicht, dunkel sich färbenden, unscharf begrenzten Epithelzellen, niederen, mauerzackenartigen Papillen. *i* innere Zone mit kernhaltiger Hornschicht (*h*), darunter die Schicht (*g*) mit den stark glänzenden Zellen mit starrem zackigem Kontur von Rautenform, dann die hellen, großen, deutlich abgegrenzten Epithelzellen. Die Papillen lang, schlank.

Fig. IV. Einzelne Zellen aus der Schicht *g*. Die Grenzen doppelkonturiert. Die Kerne von Körnchen umlagert.

Fig. V. Sagittalschnitt durch die Lippe des Erwachsenen. Hämatoxylinfärbung. Zeiss Obj. a\*. Ok. 4. Tub. 15. *a* ehemalige äußere Zone: dicht gedrängte, senkrecht stehende, gerade Papillen, Epithelkontur ziemlich eben, Epithel intensiv gefärbt. Eine dunkle Linie (sich intensiv färbender Zellen) über den Papillenspitzen hinziehend. *i—i'* ehemalige innere Zone des Lippensaumes. *i* derjenige Teil, der außerhalb der Schlußlinie liegt und modifiziert ist, aber in seinen schrägen, spitzen, ungleichmäßig voneinander abstehenden Papillen, dem helleren Epithel (mit deutlich konturierten Zellen), der verbreiterten dunklen Zone (und der kernhaltigen Hornschicht) sich von *a* unterscheidet. *i'* der innerhalb der Schlußlinie verbliebene Teil, von der Schleimhaut nicht deutlich zu trennen. Die dunkle Linie im Epithel entspricht der Schicht von Zellen, die sich mit Hämatoxylin-Orange intensiv färben.

# Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern.

Von

Dr. Oscar Meyer.

(Aus dem Zoologischen Institut Würzburg.)

Hierzu Tafel X u. XI.

---

Den Ausgangspunkt für nachstehende Arbeit bildete eine Untersuchung der Frage, ob den beiden durch den Chromatingehalt ihrer Zellen unterschiedenen Varietäten von *Ascaris megalocephala*, die seit O. HERTWIG (9) als univalens und bivalens bezeichnet werden, auch Verschiedenheiten im übrigen Bau der Würmer entsprechen oder nicht, und wie sich die beiden Varietäten, wenn sie in einem Wirt zusammenkommen, zu einander verhalten. Daran fügte sich eine Untersuchung der Eier einiger anderer Nematoden mit besonderer Rücksicht auf die von BOVERI (2) bei *Ascaris megalocephala* entdeckte Differenzierung der Blastomerenkerne. Und nachdem sich hierbei in den Eiern des *Strongylus tetracanthus* ein Objekt gefunden hatte, an welchem die Schicksale der Centrosomen bei der Befruchtung mit besonderer Leichtigkeit verfolgt werden können, wurden auch diese Verhältnisse in den Kreis der Betrachtung gezogen. So zerfällt die Arbeit in drei voneinander unabhängige Abschnitte.

---

## Abschnitt I.

### Die Kerndifferenzierung der Furchungszellen bei einigen Nematoden.

Die einzige Arbeit, die wir auf diesem Gebiete besitzen, verdanken wir TH. BOVERI (2, 5), der bei *Ascaris megalocephala*

hierüber folgendes ermittelt hat. Bei der Furchung der Eier dieses Wurmes haben wir es mit einer eigentümlichen Kerndifferenzierung zu thun, wonach sich eine Scheidung der Furchungszellen in somatische und Propagationszellen vollzieht. Diese Differenzierung beginnt regulär bereits auf dem zweizelligen Stadium und zwar zu einer Zeit, wo sich beide Furchungszellen zu einer zweiten Teilung anschicken, indem die Chromosomen als bandförmige Körper mit verdickten Enden in die karyokinetische Figur eintreten. In der einen der beiden Zellen, und zwar in der kleineren, erfolgt die Teilung in ganz regulärer Weise in zwei Tochterzellen, ohne daß sich im Charakter der Chromosomen etwas ändert; in der anderen aber werden von jedem Chromosoma die verdickten Enden und damit die Hauptmasse des gesamten Chromatins abgestoßen und allmählich von der Zellsubstanz resorbiert. Ferner zerfällt der übrig gebliebene mittlere Teil des Bandes in eine große Anzahl kleiner Stäbchen, welche eine Querspaltung erleiden, und deren Hälften dann auf die beiden Tochterzellen verteilt werden, um deren Kerne zu bilden. Es zeigen sich demnach im vierzelligen Stadium in zwei Furchungskugeln große chromatinreiche Kerne mit eigentümlichen Fortsätzen, in den zwei anderen Furchungskugeln kleine ellipsoide, äußerst chromatinarme Kerne. Bei der weiteren Teilung verhalten sich diese kleinkernigen Zellen ganz gleichartig. Zwischen den beiden großkernigen Zellen dagegen tritt wieder die genannte Differenz auf, wie vorher zwischen den beiden primären Furchungskugeln, d. h. die eine der beiden bewahrt die typischen Chromosomen und überträgt dieselben auf ihre Tochterzellen, in der anderen tritt die gleiche Umformung und teilweise Degeneration des Chromatins ein, wie sie oben beschrieben wurde. Dieser Differenzierungsvorgang wiederholt sich fünfmal, also noch beim Übergang vom acht- zum sechzehn-zelligen Stadium und in der entsprechenden Weise noch zweimal. Es bleibt demnach zuletzt eine Zelle mit ursprünglichem Chromatin übrig; es ist die Urgeschlechtszelle. Aus ihr leiten sich dann durch eine Reihe gleichartiger Teilungen die Eier oder die Spermatozoen des neuen Organismus ab.

Von den acht Nematodenarten, deren Eier ich auf ihre Kernteilungsverhältnisse hin untersuchte, konnte ich nur bei *Ascaris lumbricoides*, *Ascaris rubicunda* und *Ascaris labiata* die angegebenen Verhältnisse feststellen, bei den anderen: *Ascaris mystax*, *Ascaris perspicillum*, *Strongylus tetracanthus*, *Strongylus paradoxus* und *Oxyuris vermicularis* gelang es mir nicht, womit jedoch

nicht behauptet werden soll, daß der Differenzierungsprozeß hier fehle. Bei *Ascaris mystax* und *perspicillum* war es mir nämlich auf keine Weise möglich, die Eier überhaupt zu färben, und was die übrigen Formen anlangt, so sind die Verhältnisse des Chromatins hier so ungünstig, daß der Differenzierungsprozeß der Kerne unter Umständen übersehen werden könnte, für welche Annahme sich unten noch einige Gründe ergeben werden.

#### A. *Ascaris lumbricoides*.

BOVERI hat für *Ascaris megalocephala* eine Variation des Differenzierungsprozesses beschrieben, die darin besteht, daß die ursprünglichen Schleifen bis zum vierzelligen Stadium in allen vier Furchungskugeln erhalten bleiben und dann gleichzeitig dreier Zellen eine Abstoßung ihres Chromatins bewirken. Dieser für *Ascaris megalocephala* seltenere Vorgang findet sich bei unserem Objekt als Regel. Ein hierher gehöriges Präparat ist in Fig. 1 dargestellt; man sieht zwei in Teilung begriffene, höher gelegene Zellen, die in der Zeichnung etwas heller gehalten sind, und zwei tiefer gelegene, dunklere Zellen. In den letzteren finden sich typische ruhende Kerne, ziemlich chromatinreich und ohne weitere Besonderheiten. Die beiden in Teilung begriffenen Zellen lassen karyokinetische Figuren in einem Stadium erkennen, wo die Tochterplatten bereits weit voneinander entfernt sind. Zwischen denselben zeigen sich im Äquator eine Anzahl Chromatinkörnchen; das sind die abgestoßenen, dem Untergange bestimmten Kernteile. Wenn nun die beiden anderen Zellen sich teilen, bewahrt die eine ihre gesamte Kernsubstanz, während in der anderen die gleiche Abstoßung von Chromatin eintritt, wie in den vorher beschriebenen Zellen. Dieses Stadium zeigt Fig. 2. Es sind hier sieben Zellen vorhanden, vier ruhende somatische Zellen, mit wenig färbbaren Kernen, die Abkömmlinge jener beiden Zellen, deren Chromatinabstoßung in Fig. 1 dargestellt ist. Eine weitere ruhende Zelle, mit stark färbbarem Kern (*p*), ist identisch mit der Zelle *p* der Figur 1. Endlich die beiden letzten Zellen, die soeben aus der Teilung hervorgegangen sind, zeigen in ihrer Trennungsfläche noch die Platte des abgestoßenen Chromatins.

Ein späteres Stadium ist in Fig. 3 dargestellt. Die beiden Zellen mit ursprünglichem Kern sind soeben in Teilung begriffen und stehen so zum Auge des Beschauers, daß die eine Teilungs-

figur in seitlicher, die andere in Polansicht erscheint. In der ersteren (*p*) findet keine Chromatinabstoßung statt, die letztere zeigt bei wechselnder Einstellung drei parallele Platten, die beiden Tochterplatten und eine äquatoriale Platte, aus den abgestoßenen Chromatinkörnern bestehend. Zum besseren Verständnisse habe ich diese drei Platten, wie sie bei verschiedener Einstellung untereinander erscheinen, in Fig. 3 b nebeneinander gezeichnet.

Dieser Prozeß nimmt nun in den nächstfolgenden Stadien in gleicher Weise immer denselben Fortgang, so daß ich hierüber auf BOVERI's Darstellung verweisen kann. Ich beschränke mich bei der Anführung weiterer Teilungsstadien auf Fig. 4, wo wir die Stammzelle geteilt und die aus der vorhergehenden Teilung stammenden beiden anderen Tochterzellen mit ruhenden Kernen und abgestoßenem Chromatin innerhalb des Protoplasmakörpers erkennen können. Es finden sich demnach an diesen Eiern die gleichen Verhältnisse der Kerndifferenzierung wie bei *Ascaris megalocephala*. Über die feineren Vorgänge bei diesem Differenzierungsprozesse vermochte ich leider nichts zu ermitteln. Durch die Untersuchungen von CARNOY (6) und BOVERI (3) ist bekannt, daß die Richtungsspindeln von *Ascaris lumbricoides* 24—25 Chromosomen enthalten, und muß danach erwartet werden, daß in der ersten Furchungsspindel 48—50 Chromosomen vorhanden sind. Nach den Teilungsbildern, die ich gesehen habe, wird sich das wohl so verhalten, allein die Verhältnisse sind so winzig klein, daß es mir unmöglich war, eine Zählung der Chromosomen auszuführen, und ebensowenig vermochte ich zu ermitteln, woher die abgestoßenen Chromatinstückchen stammen, wenn es ja auch nach der Analogie mit *Ascaris megalocephala* wohl keinem Zweifel unterliegen kann, daß auch hier von jedem Chromosoma die Endabschnitte abgestoßen werden. Eines erscheint wohl sicher, daß die in den somatischen Zellen übrig bleibenden Teile der Chromosomen nicht jenen weiteren Zerfall erleiden, den BOVERI bei *Ascaris megalocephala* konstatiert hat; denn die Teilungsfiguren der somatischen Kerne zeigen ziemlich den gleichen Habitus, wie die der jeweiligen Propagationszellen. Noch auf einen weiteren Punkt möchte ich hier aufmerksam machen. Das abgestoßene Chromatin verschwindet so rasch, daß man es auf den früheren Stadien nur so lange nachweisen kann, wie die Teilungsfigur besteht, so daß es also, um den Differenzierungsprozeß konstatieren zu können, durchaus notwendig ist, denselben sozusagen in flagranti zu ertappen. Es liegt darin ein Hinweis, wie schwierig es unter Umständen

sein kann, diesen Vorgang überhaupt zu konstatieren. Auf späteren Stadien, wie dem in Fig. 4, wo der Chromatinreichtum des Kerns bereits beträchtlich zugenommen hat, erhalten sich die abgestoßenen Brocken auch nach der Teilung noch längere Zeit fort und sind dann fast in jedem Präparat nachweisbar.

### B. *Ascaris rubicunda*.

Diese wohl sehr seltene Species stammt aus einer Python-schlange, die hier in einer Menagerie zu Grunde gegangen war und vom Zoologischen Institute erworben wurde. Die Würmer, in einer Größe von 8—10 cm, bewohnen das Duodenum und besitzen eine Lebensfähigkeit, die jene der in Warmblütern lebenden bedeutend übertrifft. Die Eier zeigen dieselben Merkmale der Kerndifferenzierung, wie die von *Ascaris megalocephala*, und zwar mit den beiden von BOVERI angegebenen Variationen.

In dem in Fig. 5 dargestellten zweizelligen Stadium bemerkt man in der einen Zelle eine typische Teilungsfigur, die sich in polarer Ansicht präsentiert und deren Äquatorialplatte aus einer Anzahl kleiner gekrümmter Stäbchen zusammengesetzt ist; die größere Zelle schickt sich eben zur Teilung an, wobei bereits im Äquator die im Profil stabförmig erscheinende körnige Chromatinplatte abgestoßen liegt. Die für die Bildung der neuen Kerne bestimmten Chromatinstäbchen sind bereits weiter auseinandergewichen. Den anderen Modus zeigt Fig. 6; in dem hier dargestellten Ei hat sich der ursprüngliche Kernzustand bis zum vierzelligen Stadium in allen 4 Zellen erhalten. In unserem Bild sind nun zwei dieser Zellen im Begriffe, sich zur Teilung vorzubereiten; in beiden bestehen Teilungsfiguren, deren Chromatin den Abstoßungsprozeß erlitten hat; die beiden anderen Zellen befinden sich noch in Ruhe; es entspricht dieses Bild dem in Fig. 1 von *Ascaris lumbricoides* gegebenen. Denselben Vorgang ein wenig weiter vorgeschritten bietet Fig. 7, wo auch die eine der beiden in Fig. 6 noch ruhenden Zellen sich unter Abstoßung ihrer Hauptchromatinmasse zur Teilung anschickt, während die vierte im Stadium des dichten Knäuels sich befindet und als Stammzelle anzusehen ist. Ein weiter vorgeschrittenes Furchungsstadium weist Fig. 8 auf. Sämtliche Zellen befinden sich im Stadium der Ruhe und lassen sich nach dem Chromatingehalt ihrer Kerne auf das leichteste als somatische bzw. Propagationszellen erkennen. Es

sind zwei Zellen vorhanden mit ursprünglichem Kern, daneben zeigt sich eine Zelle, die durch die in ihr enthaltenen Chromatinbrocken erkennen läßt, daß sich an ihr bei der vorhergehenden Teilung die Ausstoßung des Chromatins vollzogen hat. Eine ganz entsprechende Zelle wird durch die ebengenannte verdeckt. Die Differenzierungsbilder, welche *Ascaris rubicunda* darbietet, haben eine größere Ähnlichkeit mit denen von *Ascaris megalocephala* als die von *Ascaris lumbricoides*, doch gelang es auch hier nicht, an dem sehr spärlichen Material die feineren Vorgänge zu erkennen.

### C. *Ascaris labiata*.

Leider war mir dieser Rundwurm aus dem Darne von *Anguilla vulgaris* nur in einem einzigen Exemplare zugänglich, wobei mir trotz aller Vorsicht ein Teil der Eiröhren mit den jüngeren Furchungsstadien verloren ging. Nichtsdestoweniger lassen die nach den späteren Stadien angefertigten Zeichnungen recht deutlich erkennen, daß auch hier die gleichen Verhältnisse bestehen. So finden wir in Fig. 9 die Propagationszelle in Teilung mit bereits auseinandergerückten, aus je zwei Schleifen bestehenden Tochterplatten in schräger Ansicht. Zwei benachbarte somatische Zellen weisen in ihrem Protoplasma abgestoßene Chromatinteile auf. Fig. 10 u. 11 zeigen ein späteres Stadium in verschiedener Ansicht: Fig. 10 einen optischen Längsschnitt, Fig. 11 die Ventralseite. Entoblast und Mesoblast sind bereits in die Tiefe gerückt und rings vom Ektoblast umwachsen. In letzterem erkennt man fast in der Mitte der Ventralseite eine äußerst chromatinreiche Zelle in Vorbereitung zur Teilung, vielleicht die definitive Urgeschlechtszelle; caudalwärts von ihr liegen die beiden zuletzt gebildeten Somazellen, als solche kenntlich an den im Protoplasma noch nachweisbaren Chromatinbrocken.

Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, daß auch hier genau der gleiche Prozeß abläuft. Überhaupt aber glaube ich aus meinen Untersuchungen den Schluß ziehen zu dürfen, daß der von BOVERI für *Ascaris megalocephala* nachgewiesene Differenzierungsvorgang bei allen *Ascariden* in wesentlich gleicher Weise abläuft.

---



## Abschnitt II.

**Das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung der Eier von *Strongylus tetracanthus*.**

Die für Nematodeneier ganz außerordentlich deutliche Protoplasmastrahlung, die sich am Spermakern von *Strongylus tetracanthus* zeigt, legte es nahe zu prüfen, wie in diesen Eiern die Centrosomen der ersten Furchungsspindel gebildet werden. BOVERI (3) hatte aus seiner Untersuchung an den Eiern von *Ascaris megalocephala* den Schluß gezogen, daß die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel ausschließlich von einem im Spermatozoon gelegenen Centrosoma abstammen. Volle Gewißheit hierüber konnte er jedoch aus dem Grunde nicht erlangen, weil das Spermatozoon keine Strahlenfigur im Ei erzeugt. Bekanntlich hat FOL (7) im Jahre 1891 für das Seeigellei angegeben, daß hier an der Konstituierung der Polkörperchen der ersten Furchungsspindel neben dem Spermacentrosoma auch ein im Ei vorhandenes Centrosoma beteiligt sei. Beide sollen sich hier an entgegengesetzten Seiten des ersten Furchungskerns aufstellen, sich teilen, worauf dann je ein Abkömmling des männlichen und des weiblichen Centrosomas sich zu einem Polkörperchen der Furchungsspindel vereinigen. Vielfach scheint man seither der Meinung zu sein, daß das von FOL beschriebene Verhalten als ein allgemeines für alle Eier giltiges anzusehen sei, wobei die entgegengesetzten Angaben von VEJDOVSKY (14), HENKING (8) und anderen vollständig ignoriert werden. Es ist daher von Wichtigkeit, die in Rede stehenden Verhältnisse an möglichst günstigen Objekten von neuem wieder zu untersuchen.

Zur Konservierung der Eier von *Strongylus tetracanthus* wandte ich PERENNYI'sche Flüssigkeit und Pikrinessigsäure an, erzielte jedoch nur mit ersterer brauchbare Resultate. Die PERENNYI'sche Flüssigkeit konserviert allerdings das Chromatin nicht besonders gut und scheint vor allem dessen Färbbarkeit zu beeinträchtigen, dagegen treten die Centrosomen und ihre Strahlungen, auf die es ja in diesem Falle ausschließlich ankam, mit großer Deutlichkeit hervor.

Ich beginne die Beschreibung mit einem Stadium, wo die erste Richtungsspindel bereits fertig ausgebildet die Eiperipherie be-

rührt und an dem länglich-ovalen Spermakern die Strahlung nachweisbar wird. Dieses Stadium ist in Fig. 12 abgebildet. Man sieht hier die Richtungsspindel in polarer Ansicht und am Spermakern in einiger Entfernung von dem einen spitzen Ende ein sehr kleines Centrosoma mit noch wenig ausgebreiteter Strahlung. Die Lage des Spermakerns in diesem Ei ist eine außergewöhnliche; in der Regel findet man ihn auf diesen Stadien an dem einem spitzen Eipole, wie die folgenden Figuren lehren.

Da es nicht allein darauf ankommt, die Veränderung des Spermacentrosoma zu verfolgen, sondern auch nachzuweisen, daß der Eikern ein solches nicht besitzt, will ich zunächst etwas näher auf die Konstitution der Richtungsspindel bis zur Ausbildung des Eikerns eingehen.

Die Richtungsspindel der Fig. 12 stellt sich in polarer Ansicht dar, und ihre Chromatinelemente, in der Anzahl sechs, sind kreisförmig im Äquator derselben angeordnet. Eine Strahlung an den Spindelpolen fehlt, wie wohl an den Richtungsspindeln aller Nematoden, vollständig. Und auch Centrosomen lassen sich hier nicht erkennen. Ich hebe dies besonders hervor, weil neuerdings von einigen Autoren für *Ascaris megalocephala* das Vorhandensein von Centrosomen an den Richtungsspindeln behauptet wird. Die Spindelfasern laufen an den Polen entweder in einer Spitze zusammen, wie dies der innere Pol der zweiten Richtungsspindel in Fig. 17 und 22 zeigt, oder sie endigen in einer breiten Platte, so an dem nach außen gekehrten Pol der genannten Figuren. Und diesen Zuständen entspricht es vollkommen, daß auch bei der Entstehung des Eikerns bis zu dessen vollständiger Ausbildung niemals an demselben eine Strahlung nachweisbar ist. Auf eine scheinbare Ausnahme von dieser Regel komme ich unten zurück.

Indem ich die Detailverhältnisse der Richtungskörperbildung als nichts wesentlich Neues darbietend und für unsere Frage nebensächlich übergehe, wende ich mich nun dazu, das Verhalten des Centrosoms am Spermakern von seinem Eintritte ins Ei bis zur Bildung der ersten Furchungsspindel zu beschreiben.

Das Centrosoma am Spermakopf, kenntlich an seiner Strahlung, habe ich frühestens auf einem Stadium nachweisen können, wie das der Fig. 12, also zur Zeit des Bestehens der ersten Richtungsspindel. Der Spermakern hat die Gestalt eines Ellipsoides. Fig. 12 zeigt denselben an dem einen spitzen Ende von einem Hofe achromatischer Substanz umgeben, über dessen Be-

deutung ich nichts Sicheres auszusagen vermag; doch glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich denselben als Rest des protoplasmatischen Anteils des Spermatozoons ansehe. An dem entgegengesetzten Ende, eine kurze Strecke vom Kern abgerückt, liegt ein winziges Centrosoma mit zarter Strahlung. In Fig. 13 sind die Reste des achromatischen Anteils des Spermatozoons bereits vom Eiprotoplasma resorbiert; Centrosoma und Strahlung sind deutlicher geworden; der erste Richtungskörper ist bereits abgestoßen und die zweite Spindel in Bildung begriffen. Fig. 14 zeigt ein Stadium, wo die zweite Spindel fertig gebildet ist und wo das Centrosoma des Spermatozoons sich zu teilen beginnt. Man sieht zwei dicht benachbarte Körperchen, deren Verbindungslinie auf der Längsachse des Spermakerns senkrecht steht. Auch die Strahlung hat sich diesem Teilungsvorgang entsprechend gestreckt.

In Fig. 15 sind bereits zwei Centrosomen selbständig konstituiert, jedes nun von einer besonderen Strahlung umgeben. Als Zeuge ihrer früheren Zusammengehörigkeit stellt noch eine starke Brücke achromatischer Fasern die Verbindung beider her. Es ist dies offenbar HERMANN's sog. Centralspindel, die aber, wie die folgenden Stadien lehren, bei unserem Objekt nicht bis zur Ausbildung der Teilungsfigur bestehen bleibt. Die Verbindungslinie der Centrosomen steht auch hier annähernd senkrecht zur Längsachse des Spermakerns. Das folgende Stadium, Fig. 16, zeigt die beiden Strahlensysteme getrennt, die Fäden der Centralspindel sind in der Mitte unterbrochen, wobei die beiderseitigen Enden etwas dunkler konturiert sind. Auf diesem Stadium etwa beginnt der bisher kompakte Spermakern eine Vakuole um sich zu bilden und rückt zwischen die beiden Centren hinein, wie dies in Fig. 17 dargestellt ist. Fig. 18 zeigt dann den Ei- und Spermakern bereits als Bläschen; der Spermakern ist sofort an seinen an entgegengesetzten Enden gelegenen Strahlensystemen als solcher kenntlich. Die folgenden Bilder (Fig. 19—21) zeigen die Annäherung der Kerne aneinander bis zur vollen Aneinanderlagerung, worauf dann sofort die Auflösung ohne vorhergehende Verschmelzung der Kernvakuolen folgt.

Das Verhalten der beiden Centrosomen bei der Annäherung der Kerne stellt sich in der Weise dar, daß immer das eine zunächst dem Eikern zustrebt, wie dies in Fig. 19 zu sehen ist. Interessant ist an dieser Figur, daß ausnahmsweise noch eine lang gedehnte, blasse „Centralspindel“ zwischen den beiden Centren vorhanden ist. In Fig. 20 hat sich das führende Centrosoma

wenn ich es so nennen darf, bereits dem Eikern angelegt; es bildet sich nun der volle Kontakt zwischen den beiden Kernen aus, und gleichzeitig vollzieht sich eine Drehung derart, das schließlich die Verbindungslinie der Centrosomen in die Längsachse des Eies eingestellt ist, während die der Kerne darauf senkrecht steht. Dieses Endstadium, auf welches unmittelbar die Bildung der karyokinetischen Figur folgt, ist in Fig. 21 wiedergegeben.

Man kann also aus dem Gesagten den Schluß ziehen, daß für unseren Fall nur dem Spermatozoon ein Centrosoma zukommt, welches durch Teilung in zwei Centrosomen die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel liefert.

Neben dem im Vorstehenden geschilderten typischen Verlauf fand ich nun auch einige abweichende Bilder, welche von einem gewissen Interesse sind.

In Fig. 22 ist ein Ei mit zweiter Richtungsspindel dargestellt, in welchem sich in ganz regulärer Weise das Spermacentrosoma in zwei bereits beträchtlich voneinander gewichene Centrosomen geteilt hat. Das Außergewöhnliche besteht nur darin, daß das eine Strahlensystem dem Spermakern angelagert geblieben, das andere aber von demselben bereits ziemlich weit abgerückt ist.

Ein ganz entsprechendes Bild, nur weiter gediehen, ist in Fig. 23 zu sehen. Daß wir es auch hier mit Abkömmlingen des Spermacentrosomas zu thun haben, ergibt sich noch mit vollkommener Sicherheit aus einer schmalen, etwas gebogenen Verbindungsbrücke zwischen beiden. Ein fast identisches Bild hiermit ist in Fig. 24 dargestellt, für welches ich besonders auf die Nähe aufmerksam machen möchte, in welche das vom Spermakern abgerückte Centrosoma zur zweiten Richtungsspindel getreten ist. Aus diesem Verhalten möchte ich nun das höchst merkwürdige Bild der Fig. 25 erklären, wo Ei- und Spermakern einander gegenüberstehen, jeder mit einem Centrosoma ausgestattet. Ich habe dieses Bild unter einer sehr großen Anzahl typischer Fälle, wie sie oben beschrieben worden sind, nur zweimal beobachtet. Würde man dasselbe ohne Kenntnis des typischen Verlaufs antreffen, so würde man nicht im Zweifel sein, hier ein Stadium des von FOL (7) beschriebenen Befruchtungsmodus vor sich zu haben, das heißt, außer dem Spermacentrosoma ein damit ganz identisches Eicentrosoma. So aber, und besonders auf Grund der Figuren 22, 23 u. 24, halte ich es für vollkommen sicher, daß das

dem Eikern anliegende Centrosoma gleichfalls ein Abkömmling des ursprünglichen Spermacentrosomas sein muß.

Wenn ich somit für *Strongylus tetracanthus* den Nachweis erbracht zu haben glaube, daß hier ein Eicentrosoma fehlt oder wenigstens, wenn doch an den Richtungsspindeln vielleicht sehr unscheinbare Centrosomen vorhanden sein sollten, an der Bildung der Polkörperchen der ersten Furchungsspindel keinen Anteil nimmt, so scheint mir damit auch die hauptsächlich von BERGH (1) ausgesprochene Meinung, wonach den Centrosomen eine Bedeutung für die Vererbung der elterlichen Qualitäten zukäme, im höchsten Grade unwahrscheinlich gemacht zu sein.

---

### Abschnitt III.

#### **Untersuchungen über unterscheidende Merkmale zwischen *Ascaris megalocephala univalens* und *bivalens*, sowie über Kreuzung zwischen beiden Varietäten.**

Wie BOVERI (3) zuerst erkannt hat, und alle späteren Beobachter bestätigt haben, findet sich der Pferdespulwurm in zweierlei Individuen vertreten, die sich dadurch unterscheiden, daß die einen, und zwar sowohl Männchen wie Weibchen, in ihren Geschlechtszellen doppelt so viele Chromosomen besitzen als die anderen. O. HERTWIG (9) hat diese Varietäten, wenn man es so nennen will, als *univalens* und *bivalens* unterschieden. Bei *univalens* enthält das befruchtete Ei zwei, die reife Geschlechtszelle ein Chromosoma, bei *bivalens* sind diese Zahlen vier, beziehungsweise zwei.

Es war nun von Interesse, zu untersuchen, ob sich den beiden Eivarietäten entsprechend auch in der ganzen übrigen Organisation ihrer Träger greifbare Unterschiede nachweisen ließen, ob es, mit anderen Worten, gerechtfertigt sei, hier wirklich von zwei Varietäten des Pferdespulwurms, event. von zwei verschiedenen Arten zu sprechen. Zu diesem Zwecke sammelte ich im vorigen Winter alle Pferdespulwürmer, die zu bekommen waren, und zwar wurden die Würmer eines jeden Pferdes gesondert für sich aufbewahrt; aus jedem Wurm wurde sodann ein Teil des Inhaltes der Ei- und Hodenröhren der mikroskopischen Untersuchung unterzogen und

so also für jeden einzelnen Wurm bestimmt, ob er dem Typus bivalens oder univalens angehörte.

Um gleich den Prozentsatz, in dem *Ascaris megalocephala* hier in Würzburg vorkommt, und das Mengenverhältnis der beiden Typen anzuführen, so fanden sich von 154 Pferden, die während vier Monaten im Winter 1893/94 hier geschlachtet wurden, 19 mit *Ascaris* behaftet. Hiervon beherbergten 10 die Varietät univalens, 8 bivalens, in einem Pferde kamen beide Varietäten nebeneinander vor. Dieser letzte Fall machte den ursprünglichen Plan, Eier von beiden Varietäten zu Embryonen aufzuzüchten und dann durch Verfütterung in einem Pferde zusammenzubringen, unnötig, indem sich durch diesen von der Natur dargebotenen Zufall das gegenseitige sexuelle Verhalten univaler und bivaler Würmer feststellen ließ. Es ergaben sich hierüber folgende Thatsachen: Zunächst fiel mir bei Untersuchung der betreffenden Eiröhren an meinen Präparaten auf, daß neben den in großer Anzahl vorhandenen Spermatozoen der zugehörigen Varietät gemischt mit diesen in einer relativ geringen Anzahl Samenkörper der anderen Varietät sich vorfanden. Diese Thatsache läßt sich mit voller Sicherheit daran feststellen, daß die Kerne der Spermatozoen von bivalens weit über doppelt so groß sind, als die von univalens. Was das Mengenverhältnis anlangt, so ergab eine diesbezügliche Berechnung, daß ungefähr auf 25 Spermatozoen der gleichen Varietät ein fremdes kam. War somit nachgewiesen, daß zwischen beiden Varietäten eine Begattung stattfindet, so dürfte die sehr beträchtliche Minderheit der fremden Spermatozoen doch wohl dafür sprechen, daß eine gewisse Abneigung gegen diese Kreuzbegattung besteht. Doch können aus diesem einen Fall keine sicheren Schlüsse in dieser Hinsicht gezogen werden.

Die zweite Frage war nun, ob die Spermatozoen einer Varietät auch zur Befruchtung der Eier der anderen befähigt sind. Die hierauf gerichteten Untersuchungen ergaben gleichfalls ein positives Resultat, wenn auch erst nach längerer Bemühung, was sich aus dem äußerst geringen Prozentsatz der eingetretenen Kreuzbefruchtungen erklärt. Zählungen an verschiedenen Präparaten ergaben, daß auf etwa 800 durch zugehörige Spermatozoen befruchtete Eier ein fremd befruchtetes kam. Vergleicht man hiermit das Mengenverhältnis der frei in den Eiröhren angetroffenen Spermatozoen beider Varietäten (25 : 1), so ergibt sich eine 32 mal größere Neigung zur Kopulation zwischen den Sexualzellen der gleichen Varietäten. Wenn auch diese Zahlenverhält-

nisse nur innerhalb sehr weiter Grenzen einen Wert beanspruchen dürfen, so dürften sie doch eine gewisse Abneigung gegen die Kreuzbefruchtung unwiderleglich beweisen.

Die Stadien, an denen ich die Kreuzbefruchtung konstatierte, waren solche, auf denen die Richtungskörperbildung im Gange war. Auch hier war es die viel beträchtlichere Größe der Spermakerne von bivalens, welche die Entscheidung ermöglichte (Fig. 26 a, b und 27). Ob nun die Eier mit Kreuzbefruchtung sich weiterentwickeln, konnte ich leider nicht mit Sicherheit feststellen. Es ist ja gewiß von vornherein im höchsten Maße wahrscheinlich, daß sie es thun; kenntlich wären die aus ihnen hervorgegangenen Embryonalstadien wohl ohne Zweifel daran, daß die karyokinetischen Figuren der Stammzellen, bei normal verlaufener Richtungskörperbildung, drei Chromosomen anstatt der typischen zwei oder vier aufweisen müßten. Ich richtete deshalb mein Augenmerk darauf, in den in Furchung eingetretenen Eiern der fraglichen Würmer Teilungsfiguren mit drei Schleifen aufzufinden. Ich fand nur ein einziges, nicht ganz sicher zu analysierendes vierzelliges Stadium, wo drei Chromosomen vorhanden zu sein schienen, das Ergebnis war also eigentlich ein negatives. Doch kann dasselbe nichts gegen die Annahme der Entwicklungsfähigkeit beweisen, wenn man bedenkt, daß auf 800 Eier nur eines mit Kreuzbefruchtung angetroffen wird, daß mir ferner nur relativ wenige Eier in Furchung zur Verfügung standen, und daß ja auch unter diesen nur wieder ein kleiner Bruchteil eine Zählung der Chromosomen zuläßt.

Die Lücke, die meine Beobachtungen hier ließen, wird nun aufs schönste ausgefüllt durch eine soeben erschienene Arbeit von V. HERLA (10). Dieser Forscher fand nämlich einen Pferdespulwurm, dessen befruchtete Eier in der ersten Furchungsspindel ausnahmslos drei Chromosomen enthielten, und vier andere Würmer, wo neben Eiern mit vier Chromosomen ungefähr ebenso viele mit dreien zur Beobachtung kamen. HERLA war nun nicht in der Lage, mit Sicherheit aufzuklären, woher diese abnorme Dreizahl stammt. Denn die Befruchtungsstadien der in Rede stehenden Würmer waren nicht erhalten worden. Er konnte nur im allgemeinen feststellen, daß die Richtungskörper die normale Chromosomenzahl des Typus bivalens enthielten, daß sonach Verschleppungen, wie sie zuerst BOVERI (3, 4) beschrieben hat, und wie sie zu einer abnormen Chromosomenzahl in der Furchungsspindel führen können, nicht in Frage kommen. So blieb nichts übrig als die

Annahme, daß die Verminderung der Normalzahl um ein Element dem Spermatozoon zur Last gelegt werden müsse, daß, mit anderen Worten, dieses nur ein Chromosoma geliefert habe, also der Varietät univalens angehören müsse.

Dieser Schluß, daß die fraglichen Eier aus einer Kreuzbefruchtung hervorgegangen seien, wurde dadurch noch erheblich gefestigt, daß HERLA bei diesen Eiern mit drei Chromosomen stets die eine Schleife wesentlich kleiner fand, als die beiden anderen, was vollkommen mit der auch von mir konstatierten Thatsache stimmt, daß die Chromosomen von univalens stets kleiner sind, als die von bivalens. Zusammengehalten mit meinen Ergebnissen, scheinen mir die von HERLA ermittelten Thatsachen in der That nur als das Resultat einer Kreuzbefruchtung gedeutet werden zu können, und da dieser Forscher solche Eier bis zu fertigen Embryonen sich normal entwickeln sah, muß wohl angenommen werden, daß auch vollständig normale ausgewachsene Individuen aus ihnen hervorgehen können.

Solche zu besitzen und die Geschlechtszellen, die sie produzieren, zu studieren, wäre von großem Interesse. Da dieser Fall wohl nicht so leicht eintreten wird, mögen einstweilen einige Vermutungen über diesen Punkt gestattet sein. Bis zu der letzten Teilung der Ovogonien, bezw. der Spermatogonien werden sich wohl die drei Chromosomen unverändert weitervererben. In den Ovocyten bezw. Spermatocyten dagegen, wo ja bei allen untersuchten Tieren die Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte stattfindet, würden die Kerne vor die Aufgabe gestellt, die ungerade Zahl drei auf die Hälfte zu vermindern. Falls die Reduktion bei *Ascaris* in der gleichen Weise zustande kommt, wie es RÜCKERT (11) kürzlich in einer meisterhaften Abhandlung für *Cyclops* nachgewiesen hat, nämlich dadurch, daß je zwei Chromosomen des Ovocytenkernes miteinander verklebt bleiben, um dann in der zweiten Richtungsspindel auf das Ei und den zweiten Richtungskörper verteilt zu werden, so ist ein normaler Verlauf dieses Reduktionsprozesses ja nur für eine gerade Chromosomenzahl denkbar. Bei der Zahl drei muß eines übrig bleiben, das keinen Partner findet, und dieses müßte wohl bei der Teilung der zweiten Richtungsspindel gänzlich directionslos je nach Zufall in das Ei oder in den Richtungskörper gelangen. So würde also die Wahrscheinlichkeit dafür sprechen, daß die reifen Eier und Spermatozoen zur Hälfte zu univalen, zur Hälfte zu bivalen werden.

Im natürlichen Verlauf der Dinge wird ja eine solche Kom-



plikation kaum jemals vorkommen. Nach den Erfahrungen, die mir Herr Prof. BOVERI mündlich mitteilt, dürfte das gemeinsame Vorkommen beider Varietäten in einem Pferde in 100 Fällen von *Ascaris*-Infektion noch nicht einmal angetroffen werden, was ja auch nach der Art der Infektion begreiflich ist. Und da nun sicher von Millionen von Embryonen, die im Freien der Übertragung in einen Wirt harren, kaum einer an dieses Ziel gelangt, so sind die Aussichten, daß ein kreuzbefruchtetes Ei zur vollen Entwicklung gelangt, fast verschwindend klein zu nennen.

Was nun die weitere Frage anlangt, ob sich im anatomischen Bau zwischen den Trägern der beiden Varietäten Unterschiede nachweisen lassen, so stellte ich hierüber sehr eingehende Untersuchungen an einer großen Zahl von Individuen an. Vor allem prüfte ich die Merkmale, welche A. SCHNEIDER (12) zur Speciesunterscheidung der Nematoden aufgestellt hat, das sind: Anordnung der Kopf- und Schwanzpapillen, sowie die Form der Lippen.

Am männlichen Schwanzende finden sich Papillen von zweierlei Gestalt, solche mit einem einfachen und solche mit zwei Subkutikularkegeln; letztere hat man sich aus der Vereinigung zweier einfacher Papillen entstanden zu denken. Diese Papillen nun mit zwei Kegeln haben in ihrer Lage als postanale Papillen ein ganz konstantes Vorkommen und werden demgemäß hauptsächlich zur Bestimmung der Species verwendet. Für *Ascaris megalocephala* sind vier postanale Doppelpapillen und vier einfache Papillen charakteristisch. Die Anordnung dieser Papillen fand ich für alle Exemplare beider Varietäten konstant. Desgleichen hatte die Untersuchung der Lippen, sowohl in Bezug auf Stellung, als auch betreffs der Symmetrie ihrer einzelnen Teile ein negatives Ergebnis.

Glaubte ich anfangs in manchen Punkten Unterschiede feststellen zu können, so ergab stets die Heranziehung neuer Individuen, daß es sich nur um Variationen handelte, die beiden Typen in gleicher Weise zukommen. Da nach einer Theorie WEISMANN's (13) eine Tierform um so weniger variieren kann, je geringer die Zahl der Chromosomen ist, achtete ich auch darauf, ob sich vielleicht bei dem univalen Typus eine geringere Variabilität zeigte, als bei dem bivalen. Dieses schien jedoch durchaus nicht der Fall zu sein.

Endlich ergab auch eine makroskopische und mikroskopische Untersuchung der inneren Organisation und der histologischen

Struktur durchaus keine greifbaren Unterschiede. So blieb nur eines übrig, woran man die beiden Varietäten auch ohne Zählung der Chromosomen unterscheiden kann, das ist die Größe der reifen Geschlechtszellen.

Sowohl die Eier wie die Spermatozoen von univalens sind kleiner als die von bivalens, und zwar ergaben meine Messungen für die Eier bei bivalens einen Durchmesser von 0,078—0,088, bei univalens von 0,065—0,07 mm, wonach also die größten Eier von univalens immer noch kleiner bleiben, als die kleinsten von bivalens. Auch in der Dicke der vom Ei abgeschiedenen Perivitellinhüllen macht sich dieser Unterschied geltend.

Man könnte nach diesem Verhalten daran denken, daß überhaupt alle Zellen von univalens kleiner wären, als die von bivalens, und so vielleicht auch die ganzen Tiere etwas kleiner blieben; doch war eine Entscheidung hierüber nicht möglich und dürfte bei den vielen Fehlerquellen, die zu berücksichtigen sind, überhaupt kaum möglich sein.

Fasse ich meine Resultate und das sonst Bekannte zu einem abschließenden Urteil zusammen, so ist fürs Erste als sicher zu betrachten, daß die eine Varietät irgend einmal aus der anderen entstanden ist. Wie dies geschehen ist, entzieht sich unserem Urteil; doch wären Verschleppungsprozesse von Chromosomen, wie sie BOVERI (3, 4) genau beschrieben hat, sehr wohl geeignet, eine Erhöhung oder Verminderung der Schleifenzahl um das Doppelte zu erklären und so, wenn derartige abnorme Fälle durch einen Zufall zur Vermehrung gelangen, die Überführung des ursprünglichen Zahlentypus in einen anderen zu bewirken. Des weiteren lehren meine Beobachtungen, daß seit dieser Spaltung eine selbständige Umbildung beider Typen kaum stattgefunden hat. Denn die verschiedene Größe der reifen Sexualzellen dürfte wohl unmittelbar durch die verschiedene Menge des Chromatins bedingt sein. Eher könnte der Umstand, daß das einzelne Chromosoma von univalens kleiner ist, als das von bivalens, als eine beginnende Divergenzerscheinung bezeichnet werden. Auch die Fruchtbarkeit der beiden Varietäten untereinander trotz einer wahrscheinlich vorhandenen gewissen Abneigung gegen Kreuzbegattung und Kreuzbefruchtung lehrt, daß dieselben einander außerordentlich nahe stehen.

---

Zum Schlusse möchte ich noch einige Angaben SCHNEIDER's, die mit meinen<sup>2</sup> Resultaten differieren, modifizieren. Nach genanntem Autor sollen die vier präanalen Papillen in einer Reihe hintereinander stehen, um dann einer Anordnung von zwei und drei nebeneinander Platz zu machen. Ich kann indes wohl behaupten, daß die Inkonstanz die im weiteren Verlauf an der präanalen Papillenreihe hervortritt, sich auch auf jene vier ersten ausdehnt. So fand ich neben jenen vier hintereinander liegenden in ebensoviel Fällen drei und zwei, seltener eine, fünf und sechs; in einem Falle sogar einmal sieben hintereinander in einer Reihe. In letzterem Falle saßen auf der entgegengesetzten Seite nur zwei Papillen hintereinander. Nicht selten kommt es auch vor, daß etliche in einer Reihe nebeneinander stehende Papillen so nahe zusammenrücken, daß Doppelpapillen entstehen. Die von SCHNEIDER erwähnte Papille am vorderen Afterrande habe ich an keinem Exemplare nachzuweisen vermocht und darf ich, in Anbetracht der großen Anzahl mit peinlichster Sorgfalt untersuchten Tiere, an einem konstanten Vorkommen derselben Zweifel hegen. Zu erwähnen ist noch, daß die postanalen einfachen Papillen stets wesentlich kleiner sind als die präanalen. Die im ganzen sich ergebende Afterpapillenzahl von 79—105 nach SCHNEIDER kann ich bestätigen.

Was die Gestalt der Lippen anbetrifft, so weicht meine Untersuchung von der SCHNEIDER's auch hier etwas ab. So giebt SCHNEIDER Taf. I, Fig. 1 seiner Monographie der Oberlippe an ihrem vorderen Rande eine etwas geschweifte Form, so daß der jenseits der beiden seitlichen Einkerbungen liegende Abschnitt einer abgestumpften, an ihrem Ende etwas eingedrückten Pyramide gleicht. Ebenso zeigt die Lippenbasis rechts und links von der Medianebene jederseits eine starke Einkerbung. Beide Angaben fand ich an den von mir daraufhin geprüften Würmern nicht bestätigt. Es verhält sich die Sache vielmehr so, daß von jeder Lippe, wenn man sich dieselbe mittelst einer durch die beiden seitlichen Einschnitte gelegten geraden Linie in einen vorderen und hinteren Teil zerlegt denkt, jener vordere Abschnitt einer um ein Viertel ihrer Länge abgestumpften Pyramide gleicht, und der hinter jener Linie gelegene Teil eine nierenförmige Gestalt hat. Für die Unterlippen gilt noch, daß sie wesentlich spitzer sind als die Oberlippe. Ebenso ist die seitliche Lippeneinkerbung im allgemeinen weniger tief und mehr horizontal gerichtet. Einen Lobus impar konnte

ich gleich SCHNEIDER für *Ascaris megalcephala* nicht nachweisen. Den Verlauf des Zahnrandes, sowie die Stellung der Papillen fand ich für beide Varietäten in der von SCHNEIDER angegebenen Weise.

---

Am Schlusse der Abhandlung sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. TH. BOVERI für die gütige Überweisung dieser Arbeit, sowie für die reiche Unterstützung bei Anfertigung derselben meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Verbindlichsten Dank auch Herrn Polizei- und Sanitätstierarzt DÜLL für das lebenswürdige Entgegenkommen bei Erwerbung des Materials am hiesigen Schlachthofe.

---

### Tafelerklärung.

---

Alle Abbildungen sind bei Anwendung eines Apochromat-Objektives von Zeiß (homogene Immersion N. A. 1,30, Aequ.-Brennweite 2 mm) mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates entworfen.

#### Tafel X.

Alle Figuren beziehen sich auf die Differenzierung in somatische und Propagationszellen bei Nematoden.

Fig. 1—4. *Ascaris lumbricoides*.

Fig. 5—8. *Ascaris rubicunda*.

Fig. 9—11. *Ascaris labiata*.

#### Tafel XI.

Fig. 12—25. Verschiedene Stadien des Befruchtungsvorganges bei *Strongylus tetracanthus*; in

Fig. 22—25 sind verschiedene Stadien eines abnormen Verlaufes dargestellt, dessen in Fig. 25 abgebildetes Endstadium das Vorhandensein eines Eicentrosoma vortäuschen könnte.

Fig. 26. Zwei Eier von *Ascaris megalocephala univalens* im Stadium der ersten Richtungsspindel, *b* von einem Spermatozoon der gleichen Varietät, *a* von einem der Varietät *bivalens* befruchtet.

Fig. 27. Ei von *Ascaris megalocephala bivalens* vom gleichen Stadium, befruchtet durch ein Spermatozoon der Varietät *univalens*.

### Litteratur-Verzeichnis.

- 
- 1) BERGH, Kritik einer modernen Hypothese von der Übertragung erblicher Eigenschaften. Anat. Anz., 15. Jahrg., No. 383.
  - 2) BOVERI, Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Asc. meg.* Anat. Anz., 1887.
  - 3) — Zellstudien, Heft 1. Jena 1887.
  - 4) — Zellstudien, Heft 2. Jena 1888.
  - 5) — Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*, nebst Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. VIII, 1892.
  - 6) CARNOY, I. Conférence, II. Appendice. La Cellule, Tome III, Fasc. 2.
  - 7) FOL, Die Centrenquadrille, eine neue Episode aus der Befruchtungsgeschichte. Anat. Anz., Jahrg. 6, No. 9—10, 1891.
  - 8) HENKING, Über plasmatische Strahlungen. Verhandl. d. Deutschen zool. Gesellsch., 1891.
  - 9) HERTWIG, O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv für mikroskop. Anat., Bd. 36, 1890.
  - 10) HERLA, V., Etude des variations de la mitose chez l'ascaride mégalocéphale. Archives de Biologie, Tome XIII, 1894.
  - 11) RÜCKERT, Zur Eireifung bei Copepoden. Anatom. Hefte, 1894.
  - 12) SCHNEIDER, Monographie der Nematoden. 1866.
  - 13) WEISMANN, Amphimixis. Jena 1891.
  - 14) VEYDOVSKY, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. 1888/92.
-

# Zur Histologie des Dentalium-Mantels.

Von

**Dr. N. Léon,**

Professor an der Universität Jassy.

Hierzu Tafel XII.

Der Mantel von Dentalium wurde makroskopisch von DESHAYES (1), WILLIAM CLARK (2) und LACAZE-DUTHIERS (3) studiert; histologisch von FOL (4) und dann von PLATE (5). Was die Arbeit von PLATE betrifft, so ist sie so exakt und so gewissenhaft gemacht, daß ich mit ihren Resultaten vollkommen übereinstimmen muß. So ist z. B. die zweite Drüsenzzone, welche dem inneren Epithel des Mantels angehört, in allen unseren Präparaten genau so zu sehen, wie PLATE sie beschrieben hat, d. h. mit echten Drüsen und nicht als „un épithelium à caractère glandulaire“, wie H. FOL angiebt (4, p. 98). Auch in Bezug auf die anderen Drüsenregionen bestätigen meine Resultate vollkommen die Untersuchungen von PLATE.

In dem Mantel von Dentalium unterscheidet man 3 Regionen (3, Vol. 6, p. 321): eine vordere, eine hintere, welche zwei Drittel des Körpers einnimmt, und schließlich eine Endregion (Endteil). Da der Vorder- und der Hinterteil des Mantels von FOL (4) und PLATE (5) bereits studiert wurde, so werde ich hier nur den Endteil beschreiben, welcher von beiden Autoren beiseite gelassen wurde. Als Material stand mir Dentalium dentale zur Verfügung, welches ich mir in der Zoologischen Station zu Neapel entweder in FLEMMING'scher Flüssigkeit (schwache Lö-

sung) oder in Alkohol oder in einer Pikrin-Sublimat-Lösung (nach RABL, 6) konserviert hatte.

Der Endteil des Mantels selber setzt sich aus zwei gut gesonderten Teilen zusammen: a) aus einem Wulst (Fig. 1 *b*), b) aus einer Spitze, die von DESHAYES Pavillon genannt wurde (Fig. 1 *a*). Der Wulst steht einerseits mit dem Hinterteil des Mantels, andererseits mit dem Pavillon in Verbindung. Die Länge des Pavillons hängt zu einem großen Teile von dem Kontraktionszustande des Tieres und von der Konservierungsflüssigkeit ab.

Der Pavillon wurde von WILLIAM CLARK mit einem Eßlöffel verglichen, in Wirklichkeit sieht er aber mehr einer Schaufel ähnlich.

An der Schaufel können wir zwei verschiedene Teile unterscheiden: eine dorsale Rinne, deren Länge der Länge der Schaufel gleich ist (Fig. 2 *D*), und ein ventrales Stück (Fig. 2 *V*), das an der Basis der Schaufel sich befindet und für gewöhnlich sehr kurz und der Länge der Schaufel proportional ist. Die innere Fläche der Rinne läuft gegen die Basis der Schaufel, d. h. gegen den Wulst zu und setzt sich von der Stelle ab, wo die Basis anfängt von der oberen Fläche des ventralen Teiles der Schaufel (*V*) begrenzt zu werden, kanalförmig weiter fort (Fig. 2 *K*). Dieser Kanal dringt durch den Wulst hindurch und öffnet sich in die Leibeshöhle (Fig. 2 *L*). Da die innere Fläche des ventralen Teiles *V* sich immer mehr erhebt und dem Wulst immer mehr nähert, erhebt sich auch der Kanal gegen die Rückenseite der Schaufel. In den Wulst (Fig. 2 *W*) eingedrungen, zeigt er auf seiner inneren Fläche eine kurze, enge Furche; man kann somit im Querschnitte auf der dorsalen Seite des Kanals einen engen, halbmondförmigen Ausschnitt bemerken. Etwas näher der Wulstbasis erscheint auf der inneren Rückenseite des Kanals eine Fortsetzung, die sich dem Kanal entlang, gegen die Spitze zu, bis zur Hälfte des engen, halbmondförmigen Ausschnittes verfolgen läßt. — Alle diese Gebilde sind bald enger, bald dicker, bald breiter, je nach dem Kontraktionszustande des Tieres.

Histologisch besteht die dorsale Rinne des Mantels aus 4 Teilen: Epithel, Bindegewebe, Muskeln und Drüsen.

Das Epithelium der ventralen konkaven Fläche der Rinne (Fig. 2 und 3 *e*) besteht aus cylindrischen Zellen, welche länger als die Epithelzellen der dorsalen konvexen Fläche sind (Fig. 2 und 3 *e'*), aber beide haben eine gleichmäßige (homogene) Cuticula. Die Zellen sind schwach pigmentiert, wie man in Fig. 4 sehen



kann; das Pigment ist an der freien Hälfte der Zelle angehäuft. Die rundlichen oder ovalen Kerne sind im allgemeinen gegen die Basis der Zellen gerückt und enthalten mehrere Kernkörperchen, die immer central gelagert sind. Wimpern (Cilien) habe ich weder beim frischen noch beim fixierten Material auf Schnitten irgendwo auf den Flächen beobachten können. Das Epithel der konkaven Fläche des Endteiles des Organes konserviert sich immer sehr gut, aber je mehr man sich von der Spitze entfernt und sich der Basis nähert, desto schwieriger wird die Konservation der zarten Teile.

Zwischen den Epithelzellen findet man Becherzellen, die annähernd flaschenförmig aussehen (Fig. 2 und 3 *b*) und ein wenig größer als die anderen Epithelzellen sind. An Präparaten, die mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt wurden, haben sie das Aussehen eines Konglomerates sehr kleiner, dunkelrot gefärbter Tröpfchen (7).

Das Bindegewebe besteht aus zahlreichen Fasern (Fig. 2 und 3 *f*), die sich in den verschiedensten Richtungen durchkreuzen, besonders aber in der Richtung von dem dorsalen zum ventralen Epithel. Sie bilden ein Maschenwerk, das von Muskeln und Nerven sowie zahlreichen (Fig. 2 und 3 *F.z*) relativ großen, runden oder ovalen Zellen mit mehreren Kernen durchsetzt wird; im allgemeinen sind sie vereinzelt, hier und da findet man sie zu zweien vereinigt. Das Plasma ist fein granuliert und färbt sich mit Eosin-Hämatoxylin tiefrot. Die kreisrunden Kerne sind groß, mittelständig, und bei starker Vergrößerung läßt sich ein zartes Gefüge erkennen. -- Dies sind die Zellen, welche RAWITZ mit den FLEMMING'schen Zellen identifiziert hat (7, S. 26).

Die Muskulatur besteht nur aus Längsfasern (Fig. 2 und 3 *l.f*), die sich in zwei Reihen ansetzen; die eine verläuft unter dem dorsalen Epithelium, die andere unter dem ventralen Epithelium; beide dringen durch die Maschen des Bindegewebes hindurch, so daß auf Querschnitten (Fig. 3 *s*) jeder Strang den Anschein hat, als ob er sich in einer Scheide befände.

Zwischen dem dorsalen und ventralen Epithel findet man in der Binde substanz zwischen den Muskeln unzählige blasse, flossenförmige, feingranulierte, einzellige Drüsen (Fig. 2 und 3 *b.z*) von unbestimmter Gestalt, derjenigen nicht unähnlich, welche wir weiter in dem ventralen Teil der Schaufel antreffen werden.

Ferner trifft man in dem Bindegewebe, besonders an Präparaten, die mit Eosin-Hämatoxylin gefärbt wurden, Schleimmassen, welche den von RAWITZ bei *Arca diluvium* beschrie-

benen ähnlich sind (7 b, 1890). Der Schleim erfüllt die Maschen des Bindegewebes und den Mittelraum zwischen den zwei Muskelreihen (Fig. 2 *Sch*). Ausführungsgänge, die nach außen zwischen die Epithelzellen münden sollen, habe ich nie beobachten können.

Ich kann freilich nicht mit Sicherheit behaupten, daß das Schleim wäre und nicht irgend etwas anderes. Darüber sollte man Experimente machen, die sicher sehr interessant wären, die ich aber nicht unternehmen konnte, da es mir sowohl an Zeit als auch an genügendem Material fehlte. Ich kann nur so viel konstatieren, daß sie vollkommen den von RAWITZ bei *Arca diluvium* beschriebenen und von ihm für Schleimmassen erklärten entsprechen. Um so mehr kann ich das thun, als sie auf allen meinen mit Eosin-Hämatoxylin gefärbten Präparaten sehr klar erscheinen. Ich möchte auch behaupten, daß ihre Ausmündung nach außen durch Intercellularlücken geschieht, denn man kann bei Färbung mit Hämatoxylin-Eosin (genau wie bei RAWITZ) in diesen Intercellularlücken zwischen den kaum angehauchten Zelleibern des Epithels die Tropfen des Sekrets als flammendrot gefärbte Gebilde deutlich erkennen.

Im unteren Teile der Schaufel (Fig. 2 *V*) unterscheiden wir auch Epithel, Bindegewebe, Muskeln und Drüsen.

Das Epithel der ventralen unterscheidet sich nicht von dem der dorsalen Seite; es besteht wie hier aus relativ kurzen Zellen; dieselben sind aber viel höher als die flachen Epithelialelemente. Sie werden nach außen von einer ziemlich dicken Cuticula begrenzt. Zwischen den Zellen findet man keine Becherzellen. Die Kerne sind groß und rund und nehmen nicht den proximalen Teil der Zellen ein, sondern befinden sich in ihrer Mitte; sie haben mehrere centrale Körperchen. Das Bindegewebe setzt sich gerade so wie bei der Rinne aus zahlreichen Fasern zusammen, die sich in den verschiedensten Richtungen durchkreuzen. Auch FLEMING'sche Schleimzellen werden hier zahlreich angetroffen.

Der fundamentale Unterschied in histologischer Beziehung zwischen dem unteren Teil der Schaufel *V* und der Rinne *D* wird durch die Disposition der Muskulatur und durch die Drüsen gebildet. Die Muskelfasern zerstreuen sich hier radiär von der Basis des Organs aus wie in Fig. 2 *V*, *M.f.* Sie verlaufen hier weder longitudinal, wie in der Rinne, noch lateral, sondern mehr dorsoventral.

Das Charakteristische für den ventralen Teil der Schaufel sind die Drüsen. Sie erscheinen hier so zahlreich, daß man diesen

Teil die Drüsenregion nennen könnte (Fig. 5). Durchweg sind alle nach dem einzelligen Typus gebildet; ihre Form gleicht derjenigen einer Flasche, deren breiterer Teil im Bindegewebe liegt und deren Hals nach dem Epithel zu gerichtet ist. Sie unterscheiden sich von den Drüsen der Rinne, sehen aber einer Drüsenreihe von der vorderen Region des Mantels so ähnlich, daß man sie unter dem Mikroskop ganz und gar mit diesen verwechseln könnte, wenn man nicht genau vorher weiß, welcher Stelle die untersuchten Stücke entstammen.

In der vorderen Region des Mantels unterschied FOL (4, S. 95) zweierlei Arten von Drüsen. Es giebt aber in Wirklichkeit dreierlei, wie sie PLATE beschrieben hat (5, S. 304). Unsere Drüsen von der ventralen Seite der Schaufel (Fig. 5) ähneln den von PLATE als „dunkle, keulenförmige Drüsen“ (5, S. 305 *glh*) in der vorderen Region des Mantels beschriebenen. Es scheint uns geeigneter, sie so zu nennen, wie sie von PLATE notiert wurden (*glh*), als wie sie von ihm benannt wurden, „dunkle und helle“, weil ihre Dunkelheit oder Helligkeit nach der angewandten Konservationsmethode sehr variieren kann; so wurden z. B. die von FOL (4, S. 96) als Gland<sup>e</sup>s hyalines genannten Drüsen von PLATE (5, S. 305) als die „dunkelsten von allen drei Sorten von Drüsen“ beschrieben. Deswegen sagen wir, daß unsere Drüsen (Fig. 5 *glh*) den Drüsen *glh* von PLATE ähnlich sind.

Schleimmassen habe ich mit den verschiedensten Methoden, die versucht wurden, nicht beobachten können. Höchst wahrscheinlich entleeren diese Drüsen hier ihr Produkt direkt nach außen, und nur die im Bindegewebe der Rinne befindlichen ergießen ihr Sekret in Form von Schleimmassen in die Gewebe.

---

### Litteratur.

- 1) DESHAYES, Anatomie et monographie du genre *Dentale*. Mémoires de la société d'histoire naturelle de Paris, T. II, 1825.
- 2) WILLIAM CLARK, On the animal of *Dentalium tarentinum*, in: The Annals and Magazine of Natural History, Vol. IV, 2. Série, 1849, p. 321.
- 3) F. J. H. LACAZE-DUTHIERS, Histoire de l'organisation, du développement, des mœurs et des rapports zoologiques du *Dentale*, Paris 1858.
- 4) HERMANN FOL, Sur l'anatomie microscopique du *Dentale*. Archives de zoologie expérimentale. T. 7, 1889, p. 19.
- 5) LUDWIG H. PLATE, Über den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 5, p. 301—386, Jena 1892.
- 6) C. RABL, Einiges über Methoden. Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie, Bd. 11, 1894, p. 164—172.
- 7) BERNHARD RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen.
  - a) Erster Teil: Ostreacea. Jena 1888.
  - b) Zweiter Teil: Arcacea, Mytilacea, Unionacea. Jena 1890.
  - c) Dritter Teil: Siphoniata. Jena 1892.

### Erklärung der Figuren

zu Taf. XII.

Fig. 1. Endteil des Dentalium-Mantels. *a* Schaufel, *b* Wulst, *c* hintere Region des Mantels.

Fig. 2. Längsschnitt durch den Endteil des Mantels. *D* dorsale Rinne der Schaufel, *V* ventrales Stück der Schaufel, *e* Epithelium der ventralen oder konkaven Fläche der Rinne, *e'* Epithelium der dorsalen oder konvexen Fläche der Rinne, *L* Leibeshöhle, *cu* Cuticula, *b* Becherzellen, *f* bindegewebige Fasern, *F.z* FLEMMING'sche Zellen, *l.f* Längsfasermuskeln, *M.f* Muskelfasern, *b.z* blasenförmige Drüsen, *W* Wulst.

Fig. 3. Querschnitt durch den hinteren Teil der Schaufel. *cn* konkave Fläche der Rinne, *cx* konvexe Fläche der Rinne, *s* bindegewebige Scheide.

Fig. 4. Frisches Epithelium. *p* Pigment. *K*. Kern.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Drüsenregion. *glh* Drüsen.

# Der Einfluss von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen der Blattgelenke von *Mimosa pudica*.

Von

Dr. phil. August Jakob Schilling.

---

In seinem jüngsten Werke: Die Druck- und Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen, hat PFEFFER<sup>1)</sup> den experimentellen Nachweis geliefert, daß die Pflanze Kraftquellen von ganz außerordentlicher Ergiebigkeit besitzt. Die Inanspruchnahme derselben richtet sich nach der Größe der äußeren und inneren Widerstände, welche sich ihr beim Wachstum entgegenstellen. Durch ihre selbstregulatorische Thätigkeit wird sie in entsprechender Weise geregelt.

Daß aber nicht nur wachsende, sondern auch ausgewachsene Pflanzenteile bei der Ausführung von Bewegungen beträchtliche Arbeitsleistungen vollbringen können, hat der genannte Forscher<sup>2)</sup> schon vor nunmehr zwei Jahrzehnten bei seinen Untersuchungen über das Zustandekommen der periodischen Bewegungen an Blattorganen festgestellt. Ob aber in diesem Falle auch die Kraftentwicklung über das unter gewöhnlichen Verhältnissen erforderliche Maß hinaus gesteigert werden kann, wenn die Vermehrung der vorhandenen Widerstände einen größeren Aufwand von Energie bei der Ausführung der Bewegungen bedingt, war eine bis dahin noch offene Frage, deren Lösung ich im verflossenen Sommer-

---

1) PFEFFER, Druck- und Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen. Abhandlungen der math.-phys. Classe der K. S. Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. XX, No. 3, Leipzig 1893.

2) PFEFFER, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.

semester im Botanischen Institut der Universität Leipzig auf Anregung des Herrn Geh. Hofrates Professor Dr. PFEFFER unternommen habe.

Von den periodischen Bewegungen, zu deren Ausführung namentlich Blattorgane befähigt sind, kommen für unsere Untersuchungen nur diejenigen, welche durch Vermittelung von Gelenken hervorgerufen werden, in Betracht. PFEFFER<sup>1)</sup> hat sie als Variationsbewegungen denjenigen, bei deren Zustandekommen Wachstumsvorgänge im Spiele sind (Nutationsbewegungen), gegenübergestellt. Von den Pflanzen, deren Blattorgane die für uns in Frage kommenden Bewegungserscheinungen zeigen, erwies sich eigentlich nur eine einzige, die Sinnpflanze *Mimosa pudica* für unsere Untersuchungen in hervorragender Weise geeignet, da die Gelenke ihrer Blattorgane vermöge ihrer außerordentlichen Reaktionsfähigkeit zu besonders rascher Ausführung ihrer Bewegungen befähigt sind, wenngleich ihre Reizbarkeit sich bei der Anstellung der Versuche oft in sehr störender Weise geltend machte. Von anderen Gewächsen, welche auf ihre Verwendbarkeit für den vorliegenden Zweck geprüft worden waren, hatte sich die Mehrzahl als ungeeignet erwiesen, weshalb die Sinnpflanze einzig und allein zur Anstellung unserer Versuche herangezogen wurde.

Das Blatt dieser Pflanze hat bekanntlich einen primären Blattstiel, an dessen Ende ein oder zwei Paare sekundärer Blattstiele sitzen, deren jeder eine größere Anzahl von Blattpaaren trägt. Ein jeder dieser Teile ist mit einem Gelenk versehen, welches ihm die Fähigkeit zur Ausführung seiner Bewegungen giebt. Mittels eines besonders stark entwickelten Bewegungsorganes dieser Art sitzt der Hauptblattstiel der Sproßachse an. Wie als hinreichend bekannt vorausgesetzt werden darf, wirken die obere und die untere Hälfte dieses Gelenkes infolge der positiven Spannung ihres Gewebes in antagonistischem Sinne zu einander und veranlassen durch wechselseitige Änderung ihrer Expansionsintensität die Hebung und Senkung des ganzen Blattorganes.

Um die Größe der Kraft, welche hierzu nötig ist, beurteilen zu können, muß man das statische Moment des betreffenden Blattes kennen. Die Bestimmung desselben kann auf verschiedenem Wege vorgenommen werden. Es besteht bekanntlich in dem Produkt aus dem Gewicht des Blattorganes und dem Abstand, in welchem sich sein Schwerpunkt von seinem Drehpunkt befindet. Man hätte

---

1) PFEFFER, Periodische Bewegungen, S. 2.

daher jenen durch Balancieren aufzusuchen, um daraus seinen Abstand von diesem zu ermitteln. Nach Feststellung des Blattgewichtes hätte sich der gesuchte Wert aus dem Produkt der beiden gefundenen Stücke berechnen lassen. Da aber dieses Verfahren in seiner Ausführung manche Schwierigkeiten darbietet, so wurde ein einfacheres, dessen Ergebnisse eine für unsere Zwecke hinreichende Genauigkeit besitzen, zu Hilfe genommen. Es wurde nämlich die Mitte des Hauptblattstieles aufgesucht und unterstützt. Durch ein Gegengewicht am einen Arme des so entstandenen Hebels wurde das am anderen Arme wirkende Mehrgewicht gefunden. Das Produkt aus diesem und der doppelten Länge des Hebelarmes ergibt das statische Moment eines Blattes in runder Zahl. Denn das Gewicht des Blattstieles, welches bei diesem Verfahren gar nicht in Berücksichtigung gezogen wird, hätte dabei eigentlich auch in Anrechnung gebracht werden müssen. Allein da für unsere Zwecke die auf diesem Wege gewonnenen Zahlenwerte eine hinreichende Genauigkeit besitzen, so kann ein solcher Fehler, der ohnehin nicht schwer ins Gewicht fällt, vernachlässigt werden. Dagegen ist bei der Berechnung des statischen Momentes die Stellung des Blattes jedesmal in geeignete Berücksichtigung zu ziehen. Wenn dieselbe nämlich horizontal ist, so erreicht das statische Moment seinen höchsten Wert, während eine Verminderung desselben eintritt, sobald der Winkel, welchen der Hauptblattstiel mit der Vertikalen bildet, mehr oder weniger als 90 Grad beträgt. Die Unterschiede in der Größe der Zahlenwerte, welche sich bei der Berechnung des statischen Momentes in den verschiedenen Stellungen eines Blattes ergeben, können sehr beträchtlich sein.

Um nur eine ungefähr zutreffende Vorstellung von dem Kraftaufwand, welcher zur Bewegung eines Blattes gemacht werden muß, zu gewinnen, möge die Berechnung des statischen Momentes an zwei Beispielen erläutert werden. Zu jener Zeit, wo die Messung der hierfür erforderlichen Bestimmungsstücke vorgenommen wurde, befanden sich die Versuchsobjekte in der Tagesstellung. Bekanntlich sind in diesem Falle die Fiederstrahlen zu dem primären Blattstiel so gestellt, daß die sekundären zu dessen Verlängerung einen spitzen bis rechten Winkel bilden. Weil unter solchen Umständen ihr Drehpunkt und ihr Schwerpunkt entweder zusammenfallen, oder aber auf eine unbedeutende Strecke auseinanderzurücken, so wirkt am Ende des Hauptblattstiels als ziehende Kraft ungefähr das Gewicht der sämtlichen Fiederstrahlen. Die

Fiederblättchen sind in der Tagesstellung horizontal ausgebreitet und mehr oder minder senkrecht gegen den sekundären Blattstiel gestellt.

Für ein kleines Blatt mit einem Fiederpaar soll das statische Moment bestimmt werden. Sein Hauptblattstiel besitzt eine Länge von 32 mm. Nach unserem Verfahren wird in dessen Mitte der Drehpunkt eines Hebels verlegt, welcher sich erst im Gleichgewicht befand, als auf seinem leichteren Arme ein Gewicht von 0,15 g aufgelegt worden war. Das Produkt aus diesem und der doppelten Länge des Hebelarmes ergibt für das Blatt bei horizontaler Stellung ein statisches Moment von 4,8 gmm. Es ist dieser Wert jedoch zu hoch berechnet, weil der Hauptblattstiel des betreffenden Blattes in seiner Stellung, welche er damals einnahm, als diese Berechnung angestellt wurde, einen Winkel von  $60^\circ$  mit der Vertikalen bildete. Wenn dies mit in Rechnung gezogen wird, so beträgt der gesuchte Wert nur noch 2,4 gmm.

Ein großes Blatt mit zwei Fiederpaaren hatte einen Hauptblattstiel von 52 mm Länge. Um den daraus hergestellten Hebel ins Gleichgewicht zu setzen, war ein Gewicht von 0,9 g notwendig. Das Produkt aus diesem und der doppelten Länge des Hebelarmes ergab für dieses Blatt ein statisches Moment von 46,8 gmm. Auch in diesem Falle fiel der gefundene Wert zu groß aus, weil eine horizontale Stellung des Blattes dabei vorausgesetzt wurde. In Wirklichkeit bildete dessen Hauptblattstiel aber einen Winkel von ebenfalls nur  $60^\circ$  mit der Vertikalen, sodaß das statische Moment auch bloß eine Größe von 31,2 gmm erreichen konnte.

Wenn sich das Blatt in die Nachtstellung biegt, so ändern die Blattfiedern ihre bisherige Stellung. Sie heben sich nämlich langsam in die Höhe, bis sie, miteinander parallel geworden, die unmittelbare Fortsetzung des Hauptblattstieles bilden. Hierdurch tritt zugleich eine Vermehrung ihres statischen Momentes ein, weil bei zwar gleichbleibender Größe ihres Gewichtes ihr Schwerpunkt, welcher bei ihrer ursprünglichen Stellung mit dem Drehpunkt ungefähr zusammenfiel, von diesem immer weiter fortrückt, bis sie ihre Bewegung ausgeführt haben. Die am Ende des Hauptblattstieles ziehende Kraft muß also infolgedessen eine Vergrößerung erfahren, welche durch die gleichzeitig stattfindende Stellungsänderung der Fiederstrahlen noch wesentlich erhöht wird. Denn diese richten sich auf und schlagen sich zusammen, daß sie mit ihrem Blattstiel einen nach vorn geöffneten spitzen Winkel



bilden, wodurch auch ihr Schwerpunkt etwas nach vorn verlegt werden muß. Die Vergrößerung des statischen Momentes, welche mit dem Übergang des Blattes in die Nachtstellung verbunden ist, kann eine sehr beträchtliche sein, wie PEEFFER<sup>1)</sup> an einigen Beispielen nachgewiesen hat. So belief sich dieselbe für ein kräftiges Blatt, dessen statisches Moment in der Tagesstellung eine Größe von 27,6 gmm hatte, auf nicht weniger als 18,4 gmm. Ebenso hatte das statische Moment eines weniger kräftigen Blattes, daß in der Tagesstellung nur 10,3 gmm betrug, eine Vermehrung von 4,8 gmm auf diese Weise erfahren. Die Veränderungen in der Größe des statischen Momentes, welche durch den Übergang der Blattfiedern in die Nachtstellung veranlaßt werden, bilden den Grund für die abendliche Senkung des Hauptblattstieles. Denn wie PEEFFER schon vor einiger Zeit nachgewiesen hat, unterbleibt dieselbe allmählich, sobald die Fiederstrahlen an ihren Bewegungen gehindert werden. Es zeigt alsdann *Mimosa pudica* beim Wechsel von Tag und Nacht ganz dieselben Erscheinungen, wie die anderen Pflanzen, welche periodische Bewegungen mit ihren Blattorganen ausführen.

Die soeben geschilderten Veränderungen des statischen Momentes bedingen an und für sich bereits gewisse Schwankungen in der Größe des Kraftaufwandes, der zur Bewegung des Blattes notwendig ist. Dieselben bewegen sich allerdings nur innerhalb enggezogener Grenzen. Die Kraftentwicklung durch das Blattgelenk kann jedoch noch weit über ihr gewöhnliches Maß hinaus gesteigert werden, wenn zur Ausführung der Bewegungen zugleich eine größere Arbeitsleistung durch die Überwindung äußerer Widerstände notwendig wird. Diese interessante Thatsache hat sich aus einer größeren Reihe von Versuchen ergeben, welche in folgender Weise angestellt wurden:

Eine Topfpflanze wurde unter einer Glasglocke an einem Fenster aufgestellt, wo sie vor direktem Sonnenlicht möglichst geschützt war. Um sie keinem Wechsel der äußeren Verhältnisse zu unterwerfen, wurde bei der Anstellung der Versuche darauf geachtet, daß sie in der Stellung, welche ihr von vornherein gegeben worden war, während der ganzen Versuchsdauer verblieb.

Unmittelbar hinter dem für den Versuch ausersehenen Blatte, welches dem Lichte zugekehrt sein mußte, wurde ein thunlichst

---

1) PEEFFER, Periodische Bewegungen, S. 79.

großer Gradbogen angebracht, dessen Mittelpunkt so genau als irgend möglich auf das Gelenk eingestellt worden war.

Ohne irgend welchen Reiz durch Erschütterung auf die Pflanze auszuüben, wurde an den primären Stiel des Blattes in einer gewissen Entfernung von seinem Gelenk ein Gewicht von bestimmter Größe angehängt. Unter dem Druck dieser Belastung muß das Blatt herabgebogen werden und zwar steht die Größe der stattfindenden Ausbiegung, sofern sie gering ist, in einem Verhältnis direkter Proportionalität zu der Größe der wirksamen Kraft, wie PFEFFER bereits vor längerer Zeit nachgewiesen hat. Wenn also z. B. in einer Entfernung von 3 mm vom Gelenk ein Gewicht von einem halben Gramm angehängt wurde, so betrug die dadurch herbeigeführte Senkung des Blattes 5. Teile des Gradbogens. Wurde aber dieses Gewicht durch ein solches von einem ganzen Gramm ersetzt, so vergrößerte sich die Ausbiegung um das Doppelte.

Wenn die Pflanze etwa fünf bis zehn Minuten sich selbst überlassen worden war, so fand eine Hebung des Blattes statt, bis der Hauptstiel desselben seine ursprüngliche Stellung wieder erreicht hatte. Es durfte jedoch bei der Anstellung dieses Versuches nicht übersehen werden, daß durch die Senkung infolge der Belastung die Stellung des Blattes sich geändert hat, womit zugleich die geotropische Wirkung auf dasselbe auch eine andere geworden ist. Diesem Umstande wurde dadurch in der einfachsten Weise Rechnung getragen, daß die Pflanze mittelst eines Richtmaßes durch passende Unterlagen, welche unter den Topf geschoben wurden, so zurechtgestellt wurde, daß das Blatt in diejenige Position zum Lote gebracht wurde, die es früher einnahm. Durch diese Veranstaltung konnte also dem Einwand begegnet werden, daß geotropische Induktion etwa als die Ursache der gedachten Erscheinungen zu betrachten sei. Daß diese aber auch dann eintritt, wenn das durch die Belastung gesenkte Blatt in seine frühere Position zum Lote gebracht worden war, ist der sicherste Beweis gegen eine derartige Annahme. Denn bei solcher Versuchsanordnung hebt sich das Blatt über seine ursprüngliche Stellung um soviel etwa empor, als es infolge der Belastung herabgebogen worden war.

Nach der Hebung des angehängten Gewichtes behält das Blatt seine Stellung solange bei, bis die Belastung aufgehoben wird. Es kehrt dasselbe trotz des vermehrten Kraftaufwandes immer wieder in seine frühere Stellung zurück, wenn es etwa

durch die Perception eines Stoßreizes aus derselben gebracht wird. Ebenso geschieht dies auch dann, wenn die durch den Übergang in die Nachtstellung verursachten Veränderungen seiner Gleichgewichtslage durch die Wirkung des Lichtes wieder aufgehoben werden.

Um das Blatt in seine frühere Lage zu bringen und in derselben zu halten, ist ein höherer Kraftaufwand nötig. Die damit verbundene Verschiebung der Spannungsverhältnisse in den beiden Gelenkhälften tritt dadurch zu Tage, daß nach Aufhebung der Belastung ein Emporschnellen des Blattes aus seiner seitherigen Gleichgewichtslage stattfindet. Die hierbei zustande kommende Arbeitsleistung muß ja der Größe der zur Bewältigung der Last erforderlich gewesenenen Kraftmenge entsprechen. Je größer daher die ziehende Kraft ist, desto beträchtlicher wird die Hebung des Blattes über seine Gleichgewichtslage sein. Das emporgeschnellte Blattorgan kehrt im Verlauf von wenigen Minuten schon wieder in seine ursprüngliche Gleichgewichtslage zurück, indem es sich stetig herabsenkt, bis es diese erreicht hat. Zuweilen bemerkt man aber auch, daß diese allmähliche Senkung durch plötzliches Herabfallen des Blattes streckenweise beschleunigt wird, was auf ein sehr rasches Verschwinden der außer Thätigkeit gesetzten Kraft hinweist.

Es verdient vielleicht noch besonders darauf hingewiesen zu werden, daß die Reizbarkeit der Pflanze durch die Arbeitsleistungen, welche dieser infolge der Belastung zugemutet wurden, keine Beeinträchtigung erfuhr. Denn auch unter dem Druck der größten Last, welche das Blatt überhaupt zu heben vermag, blieb das Gelenk des primären Blattstieles auf seiner Unterseite noch in ebenso hohem Grade reizbar, als wenn es sich unter gewöhnlichen Verhältnissen befand.

Um eine Vorstellung von der Vergrößerung der bei der Bewältigung einer aufgelegten Last erforderlichen Arbeitsleistung zu gewinnen, möge an einigen Beispielen die Vermehrung, welche das statische Moment eines Blattes durch Belastung erfährt, dargelegt werden:

Zur Untersuchung diente ein Blatt, welches am Ende seines 50 mm langen Hauptblattstieles nur ein einziges Paar von Fiederstrahlen trug. Es befand sich zur Zeit der Beobachtung, die auf die Vormittagsstunden verlegt worden war, in der Tagesstellung. Die vollständig ausgebreiteten Blattfiedern bildeten einen sehr spitzen Winkel zur Verlängerung des Hauptblattstieles, welcher um einen

Winkel von  $70^{\circ}$  zur Vertikalen geneigt war. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse ergab sich für dieses Blatt ein statisches Moment von 28,3 gmm.

Die Last bestand aus einem Gewicht von 1 g, welches am Hauptblattstiel in einer Entfernung von 25 mm vom Gelenk angehängt worden war. Unter Beachtung der Stellungenverhältnisse des Blattes berechnete sich das statische Moment derselben auf 19,5 gmm. Es hatte demnach das statische Moment des Blattes eine Vermehrung von 28,3 auf 47,8 gmm erfahren, da sich dasselbe durch die Belastung um nicht weniger als 19,5 gmm vergrößert hat.

Ein großes Blatt, welches an seinem 60 mm langen Hauptblattstiel zwei Paare von Fiederstrahlen trug, besaß ein statisches Moment von 28 gmm. Zur Zeit der Beobachtung, welche ebenfalls in den Vormittagsstunden vorgenommen worden war, bildeten die flach ausgebreiteten Blattfiedern einen spitzen Winkel zur Verlängerung des Hauptblattstieles, welcher selbst um einen Winkel von  $60^{\circ}$  zur Vertikalen geneigt war.

Als Last wirkte ein Gewicht von 2 g, welches am Hauptblattstiel in einer Entfernung von 40 mm vom Gelenk angehängt worden war. Ihr statisches Moment betrug 52 gmm, da bei dessen Berechnung der Neigungswinkel des Hauptblattstieles in Rücksicht gezogen werden mußte.

Es hatte infolge der Belastung das Blatt eine Vermehrung seines statischen Momentes von 28 auf nicht weniger als 80 gmm erfahren.

Ein Blatt von mittlerer Größe, welches am Ende seines 50 mm langen Hauptblattstieles zwei Paare von Fiederstrahlen trug, besaß ein statisches Moment 26,6 gmm. Bei dessen Berechnung war darauf Rücksicht genommen worden, daß zur Zeit der Beobachtung die ausgebreiteten Blattfiedern einen spitzen Winkel zur Verlängerung des Hauptblattstieles, welcher um einen Winkel von  $60^{\circ}$  zur Vertikalen geneigt war, bildete.

Als Last diente ein 4 g schweres Gewicht, welches am Hauptblattstiel in einer 20 mm großen Entfernung vom Gelenk angebracht worden war. Das statische Moment derselben, bei dessen Berechnung der Neigungswinkel des Hauptblattstieles in geeignete Rücksicht gezogen werden mußte, belief sich auf 53,3 gmm.

Es hatte sich also infolge der Belastung das statische Moment des Blattes von 26,6 auf nicht weniger als 79,9 gmm erhöht.

Gleiches ergab ein Versuch mit einem kleinen Blatt. Am

Ende seines 33 mm langen Hauptblattstieles, welcher um einen Winkel von  $45^{\circ}$  gegen die Vertikale geneigt war, saßen zwei Paare von Fiederstrahlen, welche bei vollständiger Ausbreitung ihrer Fiederblättchen einen spitzen Winkel zu dessen Verlängerung bildeten. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse berechnete sich das statische Moment dieses Blattes auf 9,9 gmm.

Die Last bestand aus einem 1,5 g schweren Gewicht, das am Hauptblattstiel in einer 40 mm großen Entfernung vom Gelenk angebracht worden war. Das statische Moment derselben belief sich auf 30 gmm, da der Neigungswinkel des Hauptblattstieles gegen die Vertikale bei seiner Berechnung in Betracht gezogen werden muß.

Infolge der Belastung hatte sich also das statische Moment des Blattes um mehr als das Vierfache seiner eigenen Größe vermehrt, indem es von 9,9 auf 39,9 gmm gestiegen war.

Diese Beispiele, denen analog andere Versuche verliefen, mögen den Beweis für die außerordentliche Leistungsfähigkeit der Gelenke bei einer mit Überwindung von großen Widerständen verbundenen Bewegung der Blattorgane liefern. In allen diesen Fällen konnte die aufgebürdete Last noch ohne besondere Schwierigkeiten bewältigt werden. In der Regel hatten sich die belasteten Blätter schon im Verlauf von 10–15 Minuten ungefähr wieder auf ihre frühere Stellung erhoben. Die Grenze ihrer Leistungsfähigkeit war allerdings bei einem solchen Kraftaufwand nahezu erreicht. Aber selbst dann, wenn das Blatt infolge seiner allzu hohen Belastung sich nicht mehr auf seine frühere Stellung zu erheben vermochte, wurden immer noch alle verfügbaren Kräfte von der Pflanze hierzu aufgeboten. Es muß dies daraus gefolgert werden, daß ein solches Blatt bei der Abnahme seiner Last weit über seine Gleichgewichtslage hinausgeschneilt wird. Die hierbei zur Wirkung kommende Kraftmenge ist zuweilen so beträchtlich, daß es sich bis an die Sproßachse hinbewegt, um sich im Verlauf von etwa 5–10 Minuten in seine frühere Gleichgewichtslage zurückzubeben. Es verdient vielleicht noch ganz besonders hervorgehoben zu werden, daß sowohl in diesem wie in allen übrigen Versuchen auf die Hebung des Blattes, welche der Entlastung desselben folgte, keine Reizbewegung eintrat, es sei denn, daß sie durch Erschütterung der Pflanze bei der Abnahme der Last veranlaßt worden war.

Es ist nunmehr die Frage zu erörtern, auf welche Weise solche veränderte Arbeitsleistungen durch die Gelenke der Blätter

hervorgebracht werden können. Wir fassen dabei wieder nur das Gelenk des Hauptblattstieles ins Auge.

Außer der Größe des statischen Momentes bedingen die Spannungsverhältnisse, welche in den beiden antagonistischen Hälften des Gelenkes herrschen, die jeweilige Stellung des Blattes und auf ihrer Verschiebung beruht die Bewegung desselben. Denn sowohl bei dem Zustandekommen der Reizbewegungen, als auch der periodischen Bewegungen ist bei der Hebung des Blattes die Expansion in der oberen Gelenkhälfte in der Ab- in der unteren dagegen in der Zunahme begriffen, während sie bei der Senkung desselben in der oberen Gelenkhälfte eine Zu- und in der unteren eine Abnahme erfahren muß, wie PFEFFER <sup>1)</sup> schon vor längerer Zeit nachgewiesen hat.

Es wäre nun zu entscheiden, ob diese Verhältnisse, wie sie unter gewöhnlichen Umständen bei der Bewegung des Blattes im Gelenk herrschen, bei erhöhten Anforderungen an die Leistungsfähigkeit der Pflanze die gleichen bleiben. Zur Lösung dieser Frage muß die Bestimmung der Biegefestigkeit zu Hilfe genommen werden. Dieselbe ist bereits von BRÜCKE <sup>2)</sup> und von PFEFFER <sup>3)</sup> zur Entscheidung ähnlicher Fragen herangezogen worden. In den betreffenden Arbeiten dieser beiden Forscher findet sich die nähere Beschreibung und Begründung dieser Methode, sodaß ich mich an dieser Stelle nur mit einem Hinweis auf die dort gemachten Mitteilungen begnügen kann. Ihrer Anwendung bei der Lösung unserer Aufgabe liegen folgende Erwägungen zu Grunde:

Durch die Expansionsverhältnisse, welche in beiden Gelenkhälften herrschen, sind der Beweglichkeit des Blattes nach unten, wie nach oben bestimmte Grenzen gesetzt. Bei aufrechter Stellung der Pflanze übt das Blatt auf die untere Gelenkhälfte eine Kompression aus, welcher die Expansion in ihrem Gewebe das Gleichgewicht hält. Nach der Umkehrung der Pflanze wird die eine Hälfte um das statische Moment des Blattes entlastet, das nunmehr auf die andere wirkt. Die Größe des Winkels, welchen das Blatt bei seiner Bewegung innerhalb der ihm gesetzten Schranken beschreibt, zeigt die Größe der Biegefestigkeit des Gelenkes

---

1) PFEFFER, Periodische Bewegungen.

2) BRÜCKE, MÜLLER's Archiv für Anatomie und Physiologie, 1848, S. 452.

3) PFEFFER, Periodische Bewegungen, S. 89.

an. Wenn sich bei der Wiederholung des soeben geschilderten Versuches nach der Hebung der Last das Blatt auf seine frühere Lage wieder einstellt, so hat sich die Biegungsfestigkeit des Gelenkes verändert, weil sich bei dem Vergleich der vor- und nachher festgestellten Winkelgröße eine Differenz ergibt. Es mag dies dadurch veranlaßt sein, daß die Expansion in der einen Gelenkhälfte, sei es die (morphologisch) obere oder die untere eine Zu- oder Abnahme erfahren hat, während sie in der anderen die gleiche geblieben ist. Wenn dagegen der gefundene Winkel nach wie vor seine Größe beibehält, so ist die Biegungsfestigkeit des Gelenkes unverändert geblieben, denn in der oberen Gelenkhälfte hat eine ebenso große Abnahme der Expansion stattgefunden, als in der unteren eine Zunahme derselben eingetreten ist.

Bei der Bestimmung der Biegungsfestigkeit, welche unter Beachtung geeigneter Vorsichtsmaßregeln in der im Vorstehenden angedeuteten Art und Weise vorgenommen wurde, ergab sich aus einem mehrfach geprüften Versuche, daß ein Blatt, das sich zwischen dem 85. und 45. Teilstrich des verwendeten Gradbogens zu bewegen vermochte, bei der Umkehrung der Pflanze einen noch ebenso großen jetzt nur zwischen dem 75. und 35. Teilstrich liegenden Winkel beschrieb, nachdem es eine Last von einem Gramm Gewicht, welche in einer Entfernung von 2 cm vom Gelenk am Hauptblattstiel angehängt worden war, in die Höhe gehoben hatte. Da ein jeder Teilstrich des benutzten Gradbogens einem Grad entspricht, so betrug also die Größe des beschriebenen Winkels  $40^{\circ}$ . Die Biegungsfestigkeit des Gelenkes war nach der Belastung noch ganz dieselbe geblieben, wie vor derselben. Aus einer größeren Reihe derartiger Ermittlungen, von denen nur dieses Beispiel hier angeführt sein mag, ging ohne weiteres hervor, daß die Hebung eines belasteten Blattes von dem Gelenk in der Weise bewirkt wird, daß neben der Zunahme der Expansion in der unteren Hälfte eine Abnahme derselben in der oberen einhergeht, wie dies auch bei dem unbelasteten Blatt der Fall ist.

Die vorstehenden Ermittlungen über die bei der Hebung und Senkung eines belasteten Blattes stattfindenden Vorgänge finden teilweise ihre Bestätigung in einer Reihe von Versuchen, welche nach der Abtragung der einen oder anderen Gelenkhälfte angestellt wurden. Gegen die Beweiskraft derselben läßt sich

freilich der Einfluß der Verletzungen, welche die Gelenke durch derartige operative Eingriffe erfahren, geltend machen, immerhin kann ihnen ein gewisser Wert nicht abgesprochen werden.

Wenn die Abtragung der oberen Gelenkhälfte ausgeführt ist, so ist der unteren damit die Möglichkeit zu weiter gehender Expansion gegeben. Infolgedessen dehnt sie sich aus, wobei das Blatt sich über seine bisherige Gleichgewichtslage hinausbewegt, bis es an der Sproßachse angelangt ist. Es ist nicht ausgeschlossen, daß damit die Expansion der betreffenden Gelenkhälfte ihre äußerste Grenze erreicht. Um dies festzustellen, hätte man die Sproßachse über dem Gelenk abschneiden müssen, um dem Blatte weiteren Spielraum für seine Bewegungen zu geben. Es sind aber derartige Versuche mit Rücksicht darauf unterblieben, daß solche Ermittlungen für die Lösung unserer Aufgabe ohne Belang waren.

Um der Expansionskraft der verbliebenen Gelenkhälfte ein Gegengewicht zu bieten, wurde das Blatt etwas belastet, so daß es seine ursprüngliche Gleichgewichtslage ungefähr wieder einnahm. Es war damit an die Stelle der von der abgetragenen Gelenkhälfte ausgeübten Kraft eine Last getreten, welche in demselben Sinne wirkte. Sobald die Schwankungen um die neue Gleichgewichtslage ausgeglichen waren, wurde das Blatt mit einem weiteren Gewicht von geringer Größe belastet. Es hatte dies seinen Grund darin, daß bei allzugroßer Belastung eine Beschädigung des Gelenkes durch Ausbiegung des Hauptblattstieles nach der einen oder anderen Seite hätte herbeigeführt werden können. Unter dem Druck der Last mußte sich das Blatt etwas senken, aber schon nach kurzer Zeit hatte es sich auf die nämliche Höhe erhoben, in welcher es sich zuvor befand. Die hierzu aufgewandte Kraft bedingt bei der Abnahme der Last eine geringe Hebung über seine Gleichgewichtslage, in welche es aber zunächst nicht wieder zurückkehrt.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, daß die untere Gelenkhälfte vermöge ihrer Expansionskraft, jene Arbeitsleistungen, welche nicht nur zur Hebung des Blattes, sondern auch zur Bewältigung einer diesem aufgebürdeten Last notwendig ist, zu vollbringen imstande ist.

Um auch die Wirkungsweise der oberen Gelenkhälfte kennen zu lernen, mußte die Abtragung der unteren Gelenkhälfte ebenfalls vorgenommen werden. Nach dieser Operation wird das Blatt mit großer Gewalt nach abwärts geschlagen, bis es ebenfalls an



der Sproßachse angelangt ist. Damit die Last eine Kraft in entsprechendem Sinne ausüben kann, war es notwendig, sie an einem Faden, der über eine leichtlaufende Rolle geführt war, wirken zu lassen. Nachdem auch hier durch eine passende Belastung das Blatt in eine mittlere Gleichgewichtslage gelangt war, wurde eine geringe Last angehängt, wodurch eine entsprechende Hebung desselben herbeigeführt wurde. Die erwartete Rückkehr in seine vorherige Stellung trat indessen nicht ein, oder doch wenigstens nicht in so auffallender Weise, als man dies sonst zu beobachten gewohnt ist. In dem Maße, wie durch fortgesetzte Belastung die obere Gelenkhälfte eine Kompression erfuhr, wurde durch die Expansion derselben ein Gleichgewichtszustand immer wieder hergestellt, aber eine Rückkehr des Blattes auf seine frühere Stellung war niemals zu beobachten. Bemerkenswert bleibt allerdings demgegenüber die Thatsache, daß die periodischen Bewegungen des Blattes trotz der Belastung ungehindert fortgesetzt werden konnten. Es müssen also demnach doch gewisse Veränderungen in der Expansionsintensität der oberen Gelenkhälfte stattfinden können. Inwieweit die Verletzung des Gelenkes durch die Abtragung der unteren Hälfte den Ausfall unserer Versuche beeinträchtigt hat, muß dahingestellt bleiben.

Da auf dem betretenen Wege zu einer näheren Kenntnis über die Wirkungsweise der oberen Gelenkhälfte nicht zu gelangen war, so schien es nicht ohne Interesse zu sein, die untere Gelenkhälfte auf ihre Leistungsfähigkeit, über welche ja kein Zweifel bestehen konnte, bei umgekehrter Stellung der Pflanze zu untersuchen. Sie wird dadurch in die nämliche Lage versetzt, wie die obere bei aufrechter Stellung der Pflanze. Es war hierbei ebenfalls eine Übertragung der ziehenden Kraft auf eine Rolle notwendig. Bei diesem Versuche fand aber auch keine Rückkehr in die frühere Gleichgewichtslage statt, aus welcher das Blatt infolge seiner Belastung gebracht worden war. Andererseits leistete aber nunmehr die obere Gelenkhälfte dieselbe Arbeit, wie die untere, als sich die Pflanze noch in aufrechter Stellung befand. Bei der Hebung der Last waren auch dieselben Erscheinungen zu beobachten, wie in diesem Falle. Wenn also auch ein Tausch ihrer Rollen unter den beiden Gelenkhälften stattfinden kann, macht sich sowohl bei aufrechter, wie bei umgekehrter Stellung der Pflanze die gleiche Verschiedenheit in der Wirkungsweise der beiden Gelenkhälften geltend. Ihre Ursache ist in irgend einem Einfluß der Schwer-

kraft auf das Gelenk zu suchen, wie von PFEFFER<sup>1)</sup> und A. FISCHER<sup>2)</sup> schon vor einiger Zeit festgestellt worden ist.

Da eine klare Entscheidung über die Frage, wie die obere Gelenkhälfte bei der Bewegung des Blattes sich verhält, durch die Abtragung der unteren Gelenkhälfte nicht herbeigeführt werden konnte, so bleibt dieselbe von ferneren Arbeiten in dieser Richtung zu erhoffen.

Da es in dem Wesen der von ausgewachsenen Gelenken ausgeführten Bewegungen, welche von PFEFFER<sup>3)</sup> als Variationsbewegungen zusammengefaßt worden sind, ausgesprochen liegt, daß bei ihrem Zustandekommen Wachstumsvorgänge nicht im Spiele sind, so können die bei denselben zustande gebrachten Arbeitsleistungen wohl nur durch osmotische Energie vollbracht sein. Sie ist daher wohl auch die Kraftquelle, durch welche das Blatt von *Mimosa pudica* in Bewegung gesetzt wird. Schon durch die Hebung und Senkung des Blattes muß eine unter Umständen sehr beträchtliche Arbeit geleistet werden, aber wie unsere Versuche ergeben haben, ist damit die Leistungsfähigkeit des Gelenkes noch keineswegs erschöpft, da ja daneben noch Lasten von ganz ansehnlicher Größe in die Höhe gehoben werden können.

Wie alle übrigen Lebensäußerungen der Pflanze, so sind auch die Bewegungen derselben auf Vorgänge in den einzelnen Zellen bestimmter Gewebe zurückzuführen. Auch die hier behandelten Regulationsbewegungen beruhen auf Veränderungen, welche sich in den Zellen des am Aufbau der beiden Gelenkhälften beteiligten Schwellgewebes vollziehen.

Wie sowohl in einer Zelle ohne Wachstum ihrer Wand, als auch in ganzen Geweben aus derartigen Elementen eine Zu- oder Abnahme des nach außen wirkenden Druckes zustande kommt, hat PFEFFER<sup>4)</sup> in seinen „Studien zur Energetik der Pflanze“ vom theoretischen Standpunkt erörtert, worauf ich an dieser Stelle verweisen muß.

In unserem Falle, wo Wachstumsvorgänge nicht in Frage

1) PFEFFER, Periodische Bewegungen, S. 138.

2) A. FISCHER, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Bot. Ztg., 1890, S. 674 ff.

3) PFEFFER, Periodische Bewegungen, S. 2.

4) PFEFFER, Abhandlungen der math.-phys. Klasse der K. S. Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. XVIII, No. 3, Leipzig 1892, S. 234 u. ff.

kommen, ist es am wahrscheinlichsten, daß Turgorschwankungen die Bewegungen vermitteln. Wenn sich dies so verhielte, so würde infolge der Belastung, die eine Kompression der unteren Gelenkhälfte zur Folge hat, eine Zunahme des Turgors in den komprimierten Zellen eintreten, wodurch die Hebung des Blattes veranlaßt werden müßte. Nach den an einer früheren Stelle mitgeteilten Erfahrungen<sup>1)</sup> dürfte daneben eine Abnahme desselben in der oberen Gelenkhälfte einhergehen, so daß er nach Erreichung derjenigen Stellung, welche das Blatt vor seiner Belastung eingenommen hatte, kleiner wäre als zuvor.

Daß eine Turgorregulation infolge von Druck stattfinden kann, hat PFEFFER<sup>2)</sup> auf experimentellem Wege festgestellt. Denn bei *Vicia Faba* trat z. B. bei Hemmung ihres Wachstums eine Steigerung des Turgors ein, womit also ein Faktor für die Vermehrung des Druckes gegen die vorhandene Widerlage gegeben ist. Es wäre daher auch denkbar, daß in unserem Falle der Turgor infolge der Bewegungshemmung so lange eine Zunahme erfährt, bis das Blatt seine Gleichgewichtslage wieder erreicht hat.

Wenn eine solche Änderung in der Stellung des Blattes, wie sie dessen Belastung zur Folge hat, stets als Reiz wirken sollte, so müßte eigentlich dadurch auch in den Zellen der oberen Gelenkhälfte eine gewisse Rückregulation des Turgors stattfinden können. Das Gleiche müßte auch bei der unteren Gelenkhälfte voraussetzen sein, welche bekanntlich für sich allein nach der Hebung des Blattes infolge seiner Entlastung eine Rückkehr in die Ausgangsstellung nicht bewirkt. Ob es sich in Wirklichkeit so verhält, läßt sich nicht behaupten. Denn nach PFEFFER's<sup>3)</sup> Ausführungen ist es nicht ausgeschlossen, daß die Veränderung der Elasticität der Zellwände die Entwicklung von Außenenergie herabsetzen kann.

Es muß daher fernerer Studien auf diesem Gebiete vorbehalten bleiben, die Vorgänge, welche sich bei dem Zustandekommen der von uns betrachteten Bewegungserscheinungen in ihren Einzelheiten aufzuklären.

Wie bereits in der Einleitung erwähnt wurde, waren neben der *Mimosa pudica* noch eine Reihe anderer Pflanzen, deren Blatt-

---

1) Vergl. S. 426 u. ff.

2) PFEFFER, Druck- u. Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen.

3) PFEFFER, Energetik, S. 234 u. ff.

organe ebenfalls periodische Bewegungen ausführen, in Untersuchung genommen worden, wie *Phaseolus vulgaris*, *Acacia lophanta*, *Acacia portericensis*, *Adcuanthes Gersoni*, *Amicia Sparmanni* u. a. m., allein bei der minder auffallenden Reaktion ihrer Gelenke war eine zuverlässige Beobachtung der nur unter Zuhilfenahme von Kontrollpflanzen wahrnehmbaren Arbeitsleistungen, welche die Blätter nach ihrer Belastung ausführten, nur unter sehr großen Schwierigkeiten möglich. Deswegen mußten unsere Untersuchungen nur auf *Mimosa pudica* beschränkt bleiben.

Eine Erscheinung, welche sich den bisher betrachteten vielleicht an die Seite stellen läßt, möge an dieser Stelle noch eine kurze Erwähnung finden. Es handelt sich nämlich um die Bewegungserscheinungen an der Blüte von *Stylidium adnatum*, *graminifolium* u. a. m., die schon vor längerer Zeit der Gegenstand mehr oder weniger eingehender Untersuchungen durch MORREN <sup>1)</sup>, KABSCH <sup>2)</sup> u. A. gewesen sind. Zuletzt hat ihnen namentlich GAD <sup>3)</sup> eine sehr interessante Studie gewidmet.

Bei den genannten Pflanzen ist nämlich der Griffel und die Staubgefäße zu einem sog. Gynostemium verwachsen, welches durch abwechselnde Verlängerung und Verkürzung seiner Vorder- und Hinterseite autonome Bewegungen ausführt. Da der eine Abschnitt der fünfzähligen Blumenkrone in ein an Größe den übrigen Saumabschnitten weit nachstehendes Labellum zurückgebildet ist, so klemmt sich das sich nach vorn bewegende Gynostemium zwischen diesem und dem rechts oder links von ihm befindlichen Saumabschnitte fest. Es wird in demselben infolge der hierdurch bewirkten Hemmung seiner Bewegungen eine Spannung hervorgerufen, welche bei ihrer Auslösung ein Schnellen auf die entgegengesetzte Seite der Blüte veranlaßt. Wird durch Beseitigung des Labellums das vorhandene Hindernis aus dem Wege geräumt, so findet eine sich regelmäßig wiederholende Vor- und Rückwärtsbewegung des Gynostemiums statt. Dies tritt denn auch unter

1) MORREN, Recherches sur le mouvement et l'anatomie du *Stylidium graminifolium*. Nouv. Mém. de l'Acad. de Bruxelles, t. XI.

2) KABSCH, Anatomische und physiologische Untersuchungen über einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Ztg., XIX, S. 345 u. ff.

3) GAD, Über die Bewegungserscheinungen an der Blüte von *Stylidium adnatum* R. Br. Bot. Ztg., 1881, S. 216 u. ff.

ganz natürlichen Verhältnissen durch Ausbildung des Labellums zu einem vollständigen Saumabschnitt zuweilen ein. Wenn unter solchen Umständen das Gynostemium an der Ausführung seiner Bewegungen gehindert wird, so wird in demselben eine neue Spannung hervorgerufen. Bei Beseitigung des Hindernisses gelangt es unter ebenso heftiger als plötzlicher Bewegung in seine Gleichgewichtslage, um nunmehr seine Bewegungen im früheren Tempo fortzusetzen.

Wenn es auch nicht mit Bestimmtheit erwiesen werden konnte, so scheint die Möglichkeit immerhin nicht ausgeschlossen zu sein, daß auch in diesem Falle bei der Hemmung der Bewegung eine größere Inanspruchnahme der der Pflanze zu Gebote stehenden Kraftquellen eintritt, wie dies bei ungehinderter Bewegung der Fall ist. Ähnlich verhält es sich vielleicht auch, wenn die Ausführung von anderen autonomen Bewegungen, wie z. B. bei *Desmodium gyrans*, *Trifolium incarnatum* u. s. w. gehemmt wird.

---

In der Tierphysiologie hat der geschilderte Bewegungsvorgang in dem Gelenk von *Mimosa pudica* ein Gegenstück in der Muskelarbeit. Auch in diesem Falle kommen die Hebung und die Senkung der Organe durch die wechselweise Verlängerung und Verkürzung zweier antagonistischer Kräfte zustande. Die hierbei hervorgebrachte Arbeitsleistung kommt nur durch die Kontraktion des einen Muskels zustande. In dieser Beziehung ergibt sich also eine auffallende Übereinstimmung mit der Mechanik der Reizbewegungen bei *Mimosa pudica*, die ja auch durch die Verkürzung der einen Gelenkhälfte lediglich bewirkt werden. Der Nutzeffekt ist in beiden Fällen annähernd der gleiche. Denn wie PFEFFER <sup>1)</sup> bereits in seinen „Studien zur Energetik der Pflanze“ hervorgehoben hat, steht die Kraft, welche durch das Gelenk der Sinnpflanze ausgeübt werden kann, derjenigen, welche bei der Muskelarbeit thätig ist, in keiner Beziehung nach.

---

1) PFEFFER, Energetik, S. 238.

---

Zum Schluß möge bezüglich der Entstehung der vorliegenden Arbeit bemerkt sein, daß dieselbe während des letzten Sommersemesters im Botanischen Institut der Universität Leipzig unter der Leitung des Herrn Geh. Hofrates Professor Dr. PFEFFER ausgeführt wurde. Es sei mir denn auch an dieser Stelle gestattet, meinen hochverehrten Lehrer für die Anregung zu dieser Arbeit, sowie die Unterstützung bei deren Ausführung, nicht minder aber auch für das lebhafteste Interesse, welches er meinen übrigen Studien entgegen brachte, meines aufrichtigsten Dankes zu versichern.

# Ueber ein neues Präpariermikroskop und über eine Methode grössere Tiere in toto histologisch zu konservieren.

Von

**Dr. H. Braus und Dr. L. Drüner,**

Assistenten am Anatomischen Institut zu Jena.

Mit 3 Figuren im Text.

---

Bei der Untersuchung des Nervensystems, besonders der Fische, macht sich bei dem Versuch, feinere Verzweigungen mit dem Messer unter der Lupe darzustellen, ein doppelter Mangel geltend, einmal die Unzulänglichkeit der gebräuchlichen Lupen und dann der an verschiedenen Körperstellen verschiedene Konservierungszustand bei Anwendung der herkömmlichen Mittel (Salzwasser, Alkohol). Namentlich die Organe der Bauchhöhle und die tiefer gelegenen Teile der Muskulatur und des Nervensystems, zu denen diese Mittel nur langsam oder bei größeren Tieren überhaupt nicht durchdringen, befinden sich häufig in einem so hochgradigen Zustand der Maceration, daß die verschiedenen Gewebe selbst unter dem Mikroskop nicht mehr mit Sicherheit zu unterscheiden sind. Im besten Fall ist die Brüchigkeit eine so hochgradige, daß die geringste Zerrung, die ja selbst bei der vorsichtigsten Präparation nicht zu vermeiden ist, genügt, den Zusammenhang zu zerstören.

Unsere Aufgabe mußte es daher sein, zunächst einen in allen Teilen möglichst gleichmäßigen Konservierungszustand auch bei großen Tieren zu erreichen. Nur durch Einführung der Fixie-

rungsmittel durch das Gefäßsystem schien dies möglich, eine Methode, welche im Prinzip zwar von RANVIER bereits angegeben, aber nicht weiter ausgebildet ist und unseres Wissens bisher für den vorliegenden Zweck keine Anwendung gefunden hat. Wir verfahren in folgender Weise.

### I. Fixierungsmethode.

Die Fische wurden mit Äther oder Chloroform betäubt, dann das Herz freigelegt und in den Bulbus aortae eine kurze Glas-kanüle eingebunden. Diese wurde durch einen Gummischlauch mit einer die Konservierungsflüssigkeit enthaltenden Flasche (Injektionsflasche) in Verbindung gesetzt. Den zur Injektion notwendigen konstanten Luftdruck lieferte eine zweite, mit der Wasserleitung in Verbindung stehende Flasche (Druckflasche)<sup>1)</sup>.

Es ist unumgänglich nötig, ein Manometerrohr anzubringen und einen Luftblasenfänger zwischen Injektionsflasche und Kanüle einzuschalten. Da die Konservierungsmittel das Blut zur Gerinnung bringen, muß dieses zunächst mittelst physiologischer Kochsalzlösung ausgespült werden. Darauf folgt die Einführung der Fixierungsflüssigkeit auf demselben Wege. Als solche verwandten wir mehrere der in der Histologie gebräuchlichen Mittel (Sublimat- und Chromessigsäure, beide mit oder ohne Zusatz von Osmiumsäure, MÜLLER'sche Flüssigkeit, Platinchlorid mit und ohne Osmium- und Essigsäure, und Alkohol)<sup>2)</sup>. Die Menge der Injektionsflüssigkeit wurde nach der Größe des betreffenden Tieres bemessen, indem die Injektion so lange fortgesetzt wurde, bis alle sichtbaren Teile die mit der Wirkung des Fixationsmittels verbundene Farbenveränderung zeigten. Dann wurde durch Wasser die Fixierungsflüssigkeit verdrängt und das Gefäßsystem möglichst ausgiebig mit Alkohol durchspült, schließlich das ganze Tier in Alkohol übertragen. War mit Chromgemischen injiziert, so wurden die Tiere meist sofort in MÜLLER'sche Flüssigkeit eingelegt.

Unsere Versuche ergaben eine selbst den Ansprüchen der Histologie genügende Fixierung und Konservierung aller Gewebe, und es stellte sich heraus, daß dieselbe in verhältnismäßig sehr kurzer Zeit mit einer geringen Menge Fixierungsflüssigkeit erreich-

---

1) Vergl. RANVIER, Technisches Lehrbuch der Histologie, deutsch von NICATI und WYSS, 1888, S. 107.

2) Die Gemische können bei Fischen nur kalt angewandt werden. Warme Lösungen machen die feineren Gefäßbahnen undurchgängig.



bar war <sup>1)</sup>). Dies erklärt sich daraus, daß letztere durch die Kapillaren auf jeden kleinsten Gewebsbezirk unmittelbar einwirkt. Für einen großen Rochen von etwa 1 <sup>1</sup>/<sub>2</sub> m Länge und 1 m Breite gebrauchten wir z. B.:

- 3 l physiologische Kochsalzlösung,
- 4 „ Sublimatessigsäure (50 : 50 : 1000),
- 4 „ Wasser und
- 6—8 „ Alkohol.

Der zuletzt rein aus dem Gefäßsystem ausfließende Alkohol wurde zur Aufbewahrung mitverwandt. Nach vollendeter Injektion wurde der größte Teil der Leber entfernt, da diese durch ihren enormen Fettreichtum ein zu häufiges Wechseln des Alkohols notwendig gemacht haben würde.

Man kann natürlich an diese Fixierungsmethode eine Injektion des Gefäßsystems mit Farbstoffen sehr leicht anschließen. Es lag nun der Gedanke nahe, auf diesem Wege auch die Nerven durch Färbung hervorzuheben. Dahin zielende Versuche ergaben aber bisher keine Resultate. Immerhin erleichtert eine einfache Injektion des Blutgefäßsystems mit nicht oder schwer diffundierenden Farben, z. B. Hämatoxylin, die Präparation der Nerven dadurch, daß die Verwechselung derselben mit feinen Gefäßen nun nicht mehr möglich ist.

Die so behandelten Fische zeigen für die Präparation folgende Vorteile:

- 1) Die Konservierung ist überall eine vollständig gleichmäßige und gestattet für jeden beliebigen herauspräparierten Teil eine genaue histologische Nachuntersuchung;
- 2) die Festigkeit der Gewebe ist vollkommen erhalten;
- 3) durch die Entfernung des Blutes ist die störende Durchtränkung der Gewebe mit Blutfarbstoff gänzlich vermieden, und die durch das Fixierungsmittel hervorgerufene Färbung der Gewebe kommt rein zur Geltung.

## II. Präpariermikroskop.

Während früher die Untersuchung feinerer Nervenverzweigungen sowohl wegen des Konservierungszustandes wie auch wegen der Mangelhaftigkeit der optischen Hilfsmittel auf große Species beschränkt bleiben mußte, war jetzt auch die Bearbeitung kleinerer,

---

1) Selbst der achromatische Teil der Kernteilungsfiguren ist gut erhalten.

leichter zu beschaffender Tiere möglich, wenn es gelang, die optischen Hilfsmittel so weit zu verbessern, daß die gewonnenen Konservierungsergebnisse voll ausgenutzt werden konnten. Es war hier nur vom Mikroskop ein günstiger Erfolg zu erwarten. Dadurch, daß wir persönlich mit den Vertretern der optischen Werkstätte von C. ZEISS in Verbindung treten konnten und hier das gewohnte liebenswürdige Entgegenkommen in Rat und That fanden, wurden unsere Pläne schnell zu einem günstigen Resultat geführt.

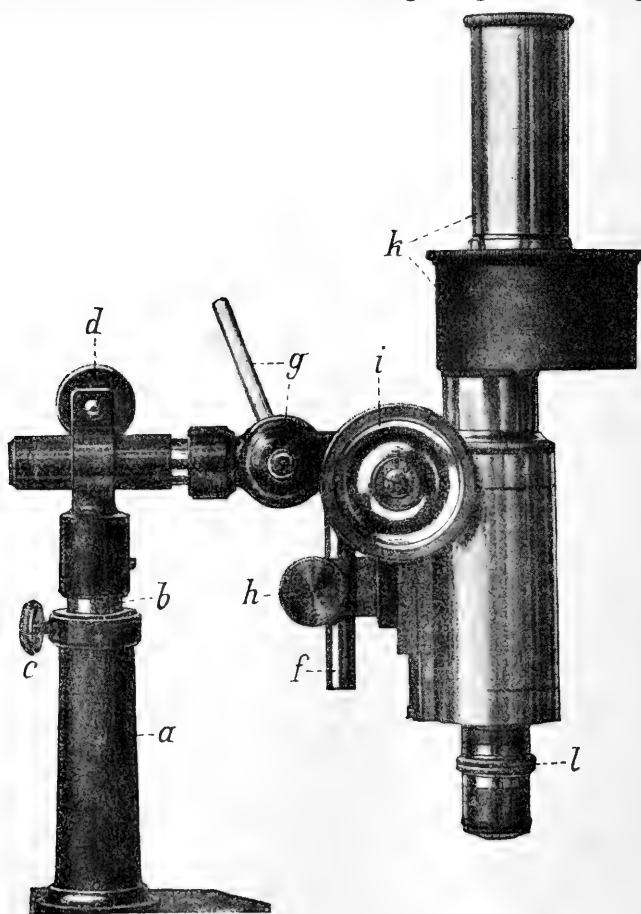


Fig. 1 (etwas weniger als  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.).

Das zuerst hergestellte Instrument ist in Fig. 1 abgebildet. Dasselbe hat eine schwere rechteckige Metallplatte zum Fuß (vgl. Fig. 2). In einer in denselben eingeschraubten hohlen Säule *a* ist ein cylindrischer Metallstab *b* von 13 cm Länge vertikal ver-

schieblich; derselbe wird durch eine seitlich an der Säule angebrachte Schraube *c* in der gewünschten Höhe festgestellt. Er trägt eine um seine Achse frei drehbare Hülse mit Klemmschraube *d*. Diese Hülse umfaßt einen zweiten, horizontalen Metallstab *e* (vergl. Fig. 2) von 28 cm Länge, mit dessen einem Ende vermittelt eines durch Knebel fixierbaren Gelenkes *g* ein kurzer Metallstift *f* verbunden ist. An diesem wird das optische Instrument durch eine zweite Klemmhülse *h* befestigt.

Letzteres besteht aus einem mit Zahn und Trieb *i* versehenen kurzen (9 cm) Tubus. Als Objektiv dient das schon lange Zeit in Gebrauch befindliche *a*\*. Die Umkehrung des Bildes wird durch ein auf Veranlassung von Herrn Prof. SEMON zuerst für andere Zwecke hergestelltes bildumkehrendes Okular *k* bewirkt<sup>1)</sup>. Die Vergrößerung mit Okular I ist eine  $6\frac{1}{2}$ —13 fache, mit Okular II eine 10—20-fache, mit Okular III eine 15—30 fache bei ca. 25 cm Bildweite.

Ein besonderer Vorteil dieses Objektivs für das Präparieren liegt in der Möglichkeit, die Vergrößerung durch Drehen eines Ringes *l* ohne Okularwechsel in den angegebenen Grenzen zu variieren. Für spezielle Zwecke kann jedes beliebige Objektiv angeschraubt werden. Gegenüber den bisher gebräuchlichen BRÜCKE'schen Lupen hat dieses Instrument folgende Vorzüge: Das Stativ gestattet

1) eine feine und sichere Einstellung durch den Trieb, welcher in nächster Nachbarschaft der präparierenden Hand gelegen ist und den Tubus in der Richtung der optischen Achse verschiebt.

2) Die grobe Einstellung ist nach Lösung der fixierenden Schrauben in allen Richtungen möglich und kann mit der Drehung des Tubus um den Metallstift *f* und um die Achse des horizontalen Metallstabes *e* verbunden werden. Dies gestattet auch die Anwendung als Horizontal-Mikroskop.

3) Die Drehbarkeit um die Achse des vertikalen Metallstabes *b* gestattet, das Instrument zum Zweck einer Betrachtung der präparierten Stelle mit bloßem Auge beiseite zu schieben und mit einem Griff genau die ursprüngliche Einstellung wieder herbeizuführen.

4) Die Länge des Tubus bringt einen größeren Abstand des Kopfes von dem Präparate mit sich und ermöglicht dadurch eine bequemere Körperhaltung. Zugleich vermindert sie die mit der Nähe des Präparates verbundenen Unannehmlichkeiten und Schädlichkeiten (Osmiumdämpfe).

Der Hauptvorteil liegt aber in der unvergleichlich größeren opti-

1) Siehe neuesten ZEISS'schen Katalog, S. 91, No. 57.

schen Leistungsfähigkeit, auf welche bei der bekannten Vorzüglichkeit der ZEISS'schen Instrumente bloß hingewiesen zu werden braucht.

Bei dem Vorteil, welchen die F. E. SCHULZE'sche binokulare Lupe für die körperliche Auffassung des von derselben gelieferten Bildes bietet, lag es nahe, auch nach diesem Prinzip eine weitere Vervollkommnung der Leistungsfähigkeit unseres Instrumentes zu versuchen. Zufällig war zu gleicher Zeit dem ZEISS'schen Institut von Prof. GREENOUGH die Aufgabe gestellt worden, ein binokulares Mikroskop zu konstruieren, und dessen Tubus erwies sich ohne weitere Änderung für unsere Zwecke brauchbar<sup>1)</sup>. Das Stativ ist dasselbe wie beim monokularen Mikroskop, und die Befestigung des binokularen Tubus an dem Metallstift *f* geschieht auch hier durch eine Klemmhülse *h*.

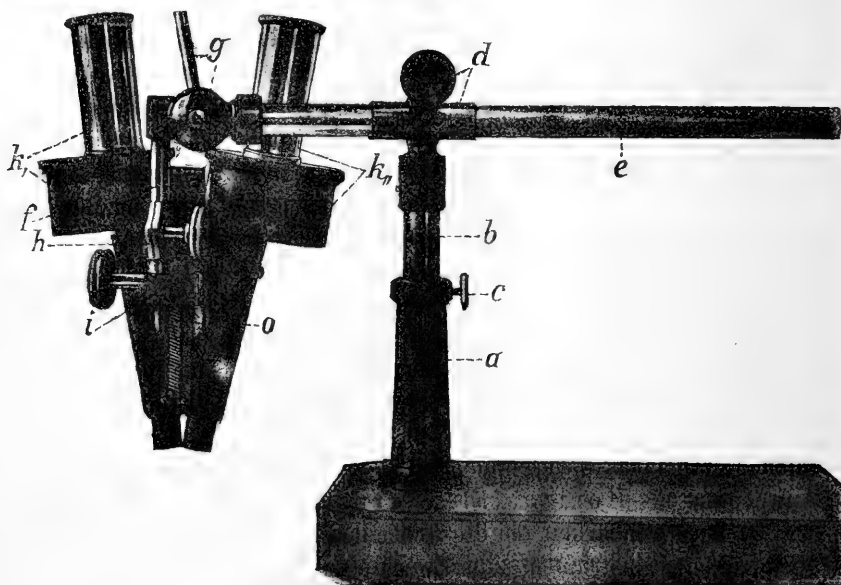


Fig. 2 (etwas weniger als  $\frac{1}{3}$  nat. Gr.).

Fig. 2 giebt eine Abbildung des Instruments. Die beiden auf einen ca. 25 cm vom Auge des Beobachters entfernten Punkt konvergierenden Tuben sind in einem Stück aus Aluminiumbronze gegossen. Die beiden Objektive entsprechen  $a_2$  des ZEISS'schen Katalogs und haben eine besondere Fassung erhalten, sodaß bei Verschiedenheit der Augen eine Einstellung für jedes derselben besonders vorgenommen werden kann. Die beiden bildumkehrenden

1) Dasselbe wird in der Zeitschr. f. wiss. Mikr. beschrieben werden.

Okulare  $k_1$  und  $k_2$  können durch Drehung um die zu denselben excentrischen, durch den Aluminiumkörper gehenden Achsen dem Augenabstand angepaßt werden. Die Vergrößerung ist

mit Okular I eine 21-fache

„ „ II „ 26 „<sup>1</sup>  
 „ „ III „ 38 „<sup>2</sup>)

bei ca. 25 cm Bildweite.

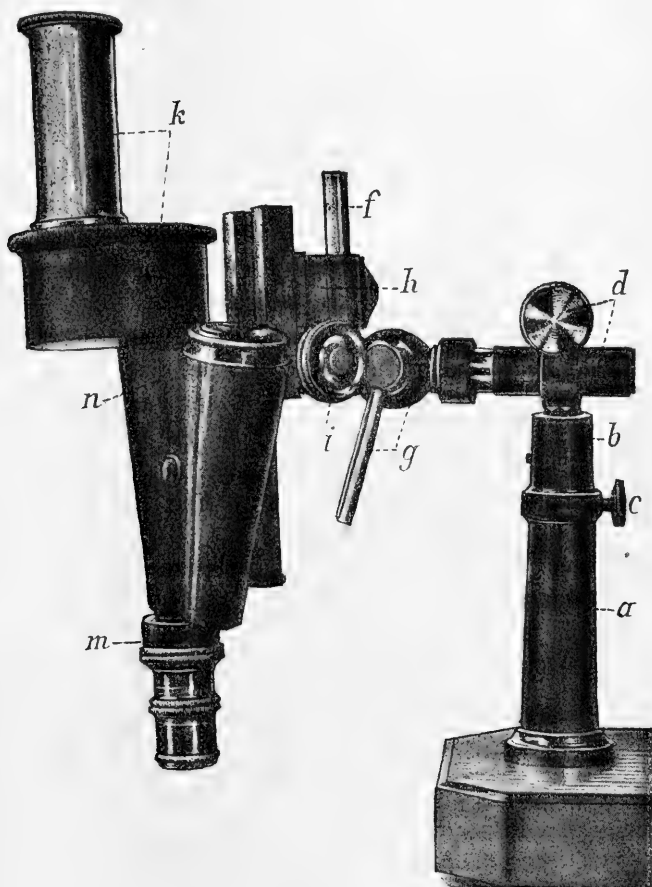


Fig. 3 (etwas weniger als  $\frac{1}{2}$  nat. Gr.).

Der mit diesem Instrument gegenüber dem monokularen erzielte stereoskopische Effekt erweist sich bei der demselben eigenen

1) Die Abweichung unserer Zahlen von den im ZEISS'schen Katalog für  $a^*$  sowohl wie  $a_2$  angegebenen Vergrößerungen erklärt sich aus der mit der Einfügung des bildumkehrenden Okulars verbundenen Verlängerung des Weges der Strahlen.

stärkeren Vergrößerung für die Präparation als so vorteilhaft, daß ihm unbedingt der Vorzug zukommt. Ein Nachteil beruht darin, daß die Vergrößerung unter eine 20-fache nicht herabgesetzt und nur durch den Wechsel des Okulars variiert werden kann. Dieser Nachteil konnte nur durch Aufgeben des stereoskopischen Prinzips, welches übrigens für schwächere Vergrößerungen nicht von so hoher Bedeutung ist, beseitigt werden. Schraubt man beide Objektive ab, so ermöglicht ein Verbindungsstück *m* die Anfügung eines jeden beliebigen Objektivs (auch *a*\*) und verwandelt so das binokulare in ein monokulares Mikroskop. Dies verdeutlicht Fig. 3. Die Achse des einen jetzt nur noch benutzten Tubus *n* muß der Richtung der Zahnleiste parallel gestellt werden können, und dies ermöglicht eine zwischen letzterer und dem Tubus eingeschaltete Drehscheibe *o* (Fig. 2), welche auch für die Verstellbarkeit des Tubus bei binokularem Gebrauch Vorteile bietet. Nach Vornahme dieser Veränderung hat es dieselben Eigenschaften wie das monokulare Mikroskop.

Die Anwendung stärkerer Vergrößerungen erfordert natürlich besonders günstige Lichtverhältnisse, welche das Tageslicht, zumal im Winter, nicht immer liefert. Dann müssen künstliche Lichtquellen zu Hilfe genommen werden. In solchen Fällen bewährt sich das AUER'sche Glühlicht, wenn man mit einem einfachen Brennglas die Strahlen auf die in Arbeit befindliche Stelle sammelt.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß dieses Instrument, namentlich in Verbindung mit dem PAUL MAYER'schen Präpariertisch, auch für andere Untersuchungen (z. B. Beobachtung der Eifurchung etc.) großen Nutzen verspricht.

Jena, im Februar 1895.

# Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies, mit einem Anhang über Amitose und Polyspermie.

Von

Dr. H. Braus,

Assistent am anatomischen Institut zu Jena.

Mit Tafel XIII—XVII.

---

Die Mechanik der Zellteilung, zu deren Auffassung seit den grundlegenden Arbeiten von VAN BENEDEN und BOVERI mehr empirische Beobachtungen als befruchtende Ideen in der Litteratur erschienen, weist im verflossenen Jahr zwei ausgedehnte Versuche<sup>1)</sup> auf, unser ursächliches Verständnis auf neuen Wegen zu erweitern. Diese Arbeiten von M. HEIDENHAIN<sup>2)</sup> und L. DRÜNER<sup>3)</sup>

---

1) Ein beiläufiger Versuch der Erklärung von F. REINKE (Zellstudien II, Arch. f. mikr. Anat., 1894, II, 16. Nov.) nimmt außer den Centrosomen, der beiden Pole noch Attraktionscentren zweiter und dritter Ordnung an, welche im Protoplasma zerstreut liegen und die gesetzmäßige Wanderung der Chromosomen bewerkstelligen. Soll diese Hypothese mehr als eine Umschreibung sein, so müßte die somit gesetzmäßige Anordnung dieser Centren im Zellleib während der Mitose erklärt werden.

2) M. HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikr. Anat., 1894, S. 419.

3) L. DRÜNER, Studien über den Mechanismus der Zellteilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIX, N. F. XXII, 1894, S. 271.

gehen in ihrer Deutung der mechanischen Vorgänge weit auseinander, und wenn, wie ich glaube, DRÜNER bei Aufstellung und Ableitung seiner Theorie von vorzüglichen Untersuchungen eine besonders glückliche Hand bewies, so gelang ihm nicht minder die Kritik der HEIDENHAIN'schen Ansichten.

Ich selbst, mit anderweitigen Untersuchungen über das Wachstum des Amphibieneies beschäftigt, fand eine Reihe anregender und befruchtender Gedanken für meine Arbeiten in den Studien DRÜNER's, zumal sich dieselben zum teil auf dasselbe Material (*Triton alpestris*) wie diese Untersuchung stützen und im übrigen für mich durch einen regen mündlichen Meinungs austausch und eine Demonstration der beiderseitigen Befunde erhöhte Bedeutung gewannen. Im Verlauf dieser Ausführungen werde ich so oft auf die Arbeit meines Freundes zurückzukommen haben, daß ich dadurch am besten Rechenschaft über ihren Einfluß auf mich abstatte und meiner Dankbarkeit Ausdruck verleihen zu können glaube.

Das Amphibienei schien mir von zwei Gesichtspunkten aus einer erneuten cellularhistologischen Untersuchung wert.

Es galt, entsprechend den verschiedenen Phasen der Entwicklung des Amphibienkeimes zu ermitteln, wie die Entwicklung der einzelnen Zellen während jeder derselben verläuft, d. h. welche Schicksale jedesmal eine bestimmte Zelle von dem Beginn ihrer Entstehung bis zur folgenden Teilung durchmacht (Cytogenie nach DRÜNER). Sind dieselben in den verschiedenen Stadien verschieden — und das war nach den Unterschieden in der Darstellung VAN DER STRICHT's<sup>1)</sup> bei Blastomeren und denen DRÜNER's bei Gastrulaformen von Tritonen von vornherein wahrscheinlich — so erheben sich die beiden Fragen: In welcher Beziehung steht die Entwicklungsreihe der Zellteilungsmechanismen zu der ursprünglichen Entstehung und Ausbildung dieses Mechanismus in der Tierreihe? und andererseits: Wie verhalten sich jedesmal die Zellen zu dem Wachstum des Eies und seiner Gewebe, giebt es besondere Wachstumsmechanismen und weisen auch diese Verschiedenheiten auf?

### Material und technische Methode.

Es wurden ausschließlich Eier des *Triton alpestris* LAUR. zur Untersuchung verwendet. Diese sind von mehrfachen Gallert-

1) VAN DER STRICHT, Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, 3. Sér., XXIII, 1892, S. 167.



hüllen nach den Angaben VAN BAMBEKE's<sup>1)</sup> umgeben, und es ist von jeher von den Autoren betont worden, daß die Entfernung dieser Hüllen behufs Betrachtung und Fixation des isolierten Eies äußerst schwierig, fast unmöglich sei. Man scheint sich daher allgemein darin gefunden zu haben, die Eier in ihren Hüllen zu fixieren, um erst nachträglich auf die eine oder andere Weise die Gallerte zu entfernen. Einmal ist bei dieser Methode eine genaue Betrachtung der Oberfläche der Eier erst dann möglich, wenn dieselben bereits dem Einfluß chemischer Agentien ausgesetzt waren und wir nicht mehr wissen können, ob nicht geringe Schrumpfungen oder Quellungen aufgetreten sind, welche die Oberfläche künstlich verändern. Denn solange das Ei in den Gallert-hüllen liegt, sind Feinheiten der Gestaltung oft nur sehr schwer oder infolge Trübungen jener gar nicht zu sehen. Andererseits bedarf es wohl keiner weiteren Erörterung, daß für eine feine Fixierung histologischer Details eine Entfernung der Gallerthüllen von großer Bedeutung ist. Ich fand nun, daß dieselbe leicht gelingt, wenn man nur ein möglichst scharfes Rasiermesser zur Hand hat und mit diesem eine möglichst große Kuppe der ovalen Gallert-hüllen durch ziehende Bewegung des Messers abschneidet. Als Führung für die ebene Seite des plankonkaven Messers benutzte ich eine feine Insektennadel, mit welcher ich die Gallerthüllen des Eies mit einem kurzen Ruck durchstach, um die Nadel dann tief in ein Stück Klemmleber zu bohren, auf welches ich vorher das Ei mit dem anhaftenden Blatt- oder Stengelstück gelegt hatte. Die Insektennadel hat den weiteren Vorteil, das Ei ganz an die Peripherie des Zwischenraums zwischen ihm und der Gallertkapsel zu drängen, der von einer serösen Flüssigkeit erfüllt ist, und ermöglicht nicht nur, den Schnitt sehr sicher zu führen, sondern auch ihn so zu legen, daß die Gallerthüllen möglichst nahe ihrem größten Querdurchmesser durchtrennt werden. Das Ei liegt, wenn der Schnitt gelungen ist, sehr oft frei auf dem Leberstück und kann durch Eintauchen des letzteren in jede gewünschte Flüssigkeit ohne Verletzung transportiert werden. In seltenen Fällen fand ich es bei Anwendung dieser Methode selbst von dem Dotterhäutchen befreit. Wenn die Eier eine geringe Quetschung in dem Moment der Durchtrennung der Hüllen erleiden dadurch, daß die Öffnung etwas zu klein ge-

---

1) CHR. VAN BAMBEKE, Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Arch. de Biol., T. I, 1880.

raten ist und sie sich durch das enge Loch hindurchzwängen müssen, so gleicht sich diese Deformation augenblicklich wieder aus und bleibt auch ohne schädigende Wirkung auf das Eiinnere.

Die Eier wurden in dem nach DRÜNER's Vorgang<sup>1)</sup> im hiesigen anatomischen Institut vielfach angewandten Sublimat-Essigsäure-Gemisch fixiert, und im übrigen wurde nach den seit den Angaben O. SCHULTZE's<sup>2)</sup> für die Einbettung derartiger Eier üblichen Methoden verfahren. Es gelang bei einiger Übung leicht, vollständige Serien von 5  $\mu$  Schnittdicke zu erhalten. Bei geringerer Schnittdicke fielen leicht Schnitte aus. Anfangs wandte ich das BIONDI'sche Dreifarbengemisch ohne besondere Nachbehandlung an, und auf den DRÜNER'schen Tafeln sind die betr. Figuren nach derartigen Präparaten gezeichnet<sup>3)</sup>. Doch ergibt die saure Nachbehandlung (DRÜNER)<sup>4)</sup> so erheblich bessere Bilder, daß ich schließlich stets mich derselben bediente. Die Kontrastfärbung zwischen den intensiv rot gefärbten Radien und Protoplasmastrukturen und gelb tingierten Dotterkrystalloiden erleichtert das Studium solcher Bilder sehr. Sämtliche Figuren der beiliegenden Tafeln sind nach derartig behandelten Präparaten gezeichnet.

Ich glaube, daß bei Anwendung dieser Methoden das Tritonei so klare und anschauliche Bilder von den feineren Protoplasmastrukturen, besonders den Centrosphären liefert wie kaum ein anderes bisher beschriebenes Objekt, ein Umstand, den schon FLEMMING<sup>5)</sup> nach Betrachtung der Figuren VAN DER STRICHT's hervorgehoben hat, obgleich jene nicht alle Feinheiten zeigen, die in meinen Präparaten sehr deutlich zu sehen sind.

### Die mehrschichtige Blastula.

Aus weiter unten zu erörternden Gründen beginne ich meine Darstellung mit einer Beschreibung der feineren Zellstrukturen

1) L. DRÜNER, Beiträge zur Kenntnis der Kern- und Zelldegeneration und ihrer Ursache. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXVIII, N. F. XXI, S. 296.

2) O. SCHULTZE, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.

3) l. c., S. 280, Anm. 1.

4) l. c., S. 276.

5) W. FLEMMING, Zelle. Ergebn. d. Anat. u. Entw. MERKEL-BONNET (Bd. III, 1893), 1894, S. 24.

nicht von Furchungskugeln der jüngsten Stadien des Tritoneies, sondern wende mich gleich zu dem Stadium, wo die Oberfläche am animalen Pol aus bei Lupenbetrachtung (10fache Vergr.) etwa stecknadelspitzkleinen Blastomeren besteht und man auf Schnitten sich überzeugen kann, daß man eine Blastula mit mehrschichtigem Dach vor sich hat. Nach den Angaben VAN BAMBEKE's und HERTWIG's dürfte es auffallend erscheinen, daß ich die Mehrschichtigkeit des Blastuladaches dieser Stadien betone, da namentlich von HERTWIG<sup>1)</sup> gegenüber SCOTT und OSBORN ausdrücklich darauf hingewiesen worden ist, daß diese, gerade wie beim Frosch, die Regel sei. Es kann jedoch kein Zweifel darüber bestehen, daß bei Tritonen in den jüngeren Stadien der Blastula, bei welchen die Furchung so weit wie auf Taf. XVI, Fig. 25 gediehen ist, das Dach aus einer einfachen Lage von Zellen besteht, wie dies GRÖNROOS<sup>2)</sup> von *Trit. helveticus* und *cristatus* abbildet und ich es bei *Trit. alpestris* immer gefunden habe (Fig. 36, Taf. XVII).

In den älteren Stadien der mehrschichtigen Blastula findet man in ruhenden Zellen einen oft wurstförmigen, mehr oder minder langen, geraden oder gebogenen und oft ringförmigen Kern und neben diesem im Zellprotoplasma stets zwei Centrosomen, welche mit großer Deutlichkeit zu erkennen sind. Dieselben sind in allen Fällen von je einer stark entwickelten Sphäre umgeben, die in ausgezeichneter Weise das Phänomen der konzentrischen Kreise erkennen läßt<sup>3)</sup> (Fig. 4, Taf. XIII). Die Sphärenstrahlen erstrecken sich nach allen Seiten in das Protoplasma der Zellen hinein, durchkreuzen sich vielfach mit denen der anderen Sphäre und dringen dabei zwischen die Dotterkrystalloide, welche letztere mit ihrer Längsachse eine meist völlig oder annähernd den Strahlen parallele Lage einnehmen. Verbindungen der Centrosomen untereinander durch direkte Fasern (*fibres réunissantes*) sind nicht nachweisbar, dagegen sieht man häufig die Strahlen an die Zellwand herantreten, häufig scheinen sie auch entfernt von derselben zu endigen. Besonders deutlich läßt sich erkennen, daß von beiden Centrosomen aus zahlreiche Fasern an die Kernmembran herantreten und sich mit dieser ver-

1) l. c., S. 292.

2) H. GRÖNROOS, Über die Eifurchung bei den Tritonen. Akad. Abh. Helsingfors 1890.

3) M. HEIDENHAIN, Kern und Protoplasma, S. 149.

binden, so daß der Raum zwischen Centrosomen und Kern von einer Unzahl sich kreuzender Fasern eingenommen ist. Ich muß daher ebenso wie DRÜNER und REINKE<sup>1)</sup> der Annahme M. HEIDENHAIN'S von einer stets interfilaren Lage des Kerns entgegen treten<sup>2)</sup>.

Diese ruhenden Zellformen älterer Blastulastadien stimmen also in ihrem feineren Bau mit dem von DRÜNER bei Gastrulazellen beobachteten überein und nähern sich am meisten den ruhenden Spermatogonien des Salamanderhodens. Verbindende Fasern der Centrosomen sind nicht zu beobachten, die beiden Sphären liegen vielmehr als zwei völlig getrennte Stachelkugeln mit ineinander eingreifenden und sich durchkreuzenden Radiärsystemen nebeneinander. Die einzelnen Radien bestehen aus feinen Fasern, welche mikrosomale Anschwellungen zeigen und in der Nähe der Centrosomen untereinander durch feine Brücken zwischen derartigen Mikrosomen in Form von annähernd konzentrischen Kreisen in mehrfacher Zahl verbunden sind. Daß es sich in der That um Verbindungen handelt, ist namentlich in jüngeren Stadien der mehrschichtigen Blastula zu erkennen, wo sie bald als eine feine Linie, bald als ein breiteres Band kontinuierlich die Radien überkreuzen (s. Taf. XIV, Fig. 12). Betrachtet man den optischen Querschnitt des Centrums einer Sphäre dicht über oder unter dem Centrosom, so hat man das Bild eines äußerst feinen Netzwerkes, dessen Knotenpunkte dunkler erscheinen als die Verbindungen (s. Taf. XIV, Fig. 11, am unteren Pol)<sup>3)</sup>.

Unsere Vorstellung von der Struktur der Sphären wird sich klären, wenn wir das Verhalten der Dotterkrystalloide zu derselben ins Auge fassen. Schon FICK<sup>4)</sup> wies für den Axolotl und DRÜNER für unser Objekt darauf hin, daß dieselben subradiär stehen und den Raum um die Centrosomen herum frei lassen. Letzterer erklärt dies dadurch, daß die Polstrahlen, die von dem Centrosom auswachsen, die Dottergranula wegschieben und so den Raum für die Kernteilungsvorgänge frei machen<sup>5)</sup>. Es ist verständlich, daß frei bewegliche Körper mit einer Längsachse, die einem einseitigen

---

1) l. c., Zellstudien, II.

2) HEIDENHAIN, Neue Untersuchungen, S. 503.

3) VAN BENEDEN fand dasselbe bei *Ascaris*.

4) R. FICK, Über die Reifung und Befruchtung des *Axolotleies*. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1893, Bd. 56, S. 527.

5) l. c., S. 298.

Druck unterliegen, sich so lange drehen werden, bis sie diesem ihre kleinste Fläche zuwenden, also mit ihrer Längsachse der Druckrichtung parallel liegen. Es finden sich nun namentlich in jüngeren Stadien der mehrschichtigen Blastula die Zellen dicht gefüllt mit Dotterkrystalloiden der verschiedensten Größe, und man kann hier häufig beobachten, daß in dem von großen Dotterkörnern freien Raum in der Nachbarschaft der Centrosomen noch eine große Zahl von winzigen Dotterplättchen liegt (von denen einige Fig. 12, Taf. XIV zeigt). Diese weisen nun manchmal eine unverkennbar konzentrische Anordnung ungefähr gleich großer Elemente um das Centrosom auf. Ich kann diese Erscheinung sehr gut mit der Vorstellung einer Schiebewirkung der Polstrahlen vereinbaren, indem ich glaube, daß entsprechend der im Centrum dichten, an der Peripherie immer mehr sich lockernden Polstrahlung die großen Dotterelemente weiter, die kleinen weniger weit fortgeschoben sind. Die kleinsten haben nur dann ihren Platz behauptet, wenn die Maschen der netzförmigen konzentrischen Gitterkugeln sich über sie hinwegstreifen konnten, und schließlich sind gleich große vor den Maschen des Gitters liegen geblieben, das für sie zu fein war. Die Dotterkugeln werden sortiert ähnlich wie Schrotkörner, die man mit verschiedenen Sieben sondert. EISMOND<sup>1)</sup> gegenüber kann ich versichern, daß sämtliche Dotterelemente zwischen den Radiärfasern und nicht in denselben liegen.

Von einer Sphärenhülle und einer so hochgradigen Reduktion der Sphäre wie beim Salamanderhoden (vergl. DRÜNER, Taf. I, Fig. 1, 2, 3) findet sich beim Ei des Triton nichts. Es kommen neben dem völlig ruhenden Kern, der weder Anzeichen einer eben beendeten oder bald zu erwartenden Teilung zeigt, stets zwei Centrosomen mit entwickelten Sphären zur Beobachtung, wahrscheinlich, weil die Teilungen zu schnell aufeinander folgen, um für weitgehende Rückbildungen Zeit zu lassen.

Es ist nun von HEIDENHAIN<sup>2)</sup> für Leukocyten nachgewiesen und von DRÜNER<sup>3)</sup> für den Salamanderhoden bestätigt worden, daß die Lage der Centrosomen zu einander innerhalb der ruhenden Zelle eine durchaus regellose sei. Wenn nun auch das Gleiche

---

1) J. EISMOND, Einige Beiträge zur Kenntnis der Attraktions-sphären und der Centrosomen. Anat. Anzeiger, X, No. 7, 15. Nov. 1894, S. 229.

2) Neue Untersuchungen, Kap. III.

3) l. c., S. 302.

beim Tritonei von vornherein der Fall zu sein schien, so hielt ich doch gerade für dieses Objekt eine besondere Prüfung der Lage der Centrosomen für wichtig, da hier durch die Korrelation der wachsenden Teile zu einander eine besondere Einstellungsbedingung gegeben sein konnte. Aber eine Prüfung von 50 Zellen, bei welchen in demselben Schnitt die Centrosomen deutlich zu sehen waren, ergab, daß eine zwischen den beiden Centrosomen gedachte Verbindungslinie bald mit der Längs-, bald mit der Querachse der Zelle zusammenfällt oder eine Zwischenstellung einnimmt, daß sie in allen Lagen zur Eioberfläche und zur Wand der Blastulahöhle getroffen wird und schließlich bald der Kern, bald die Centrosomen, bald keines von beiden im Centrum der Zelle liegt. Diese völlige Regellosigkeit, die in den verschiedenen Zellschichten, einschließlich der äußersten, die gleiche ist, betrifft auch die Stellung der Centrosomen zum Kern, und ich will nur noch erwähnen, daß ich bei Ringkernen häufig ein Centrosom in dem den Kern durchbohrenden Loch oder in dessen nächster Nähe liegend fand. Es ist also wichtig, zu sehen, daß in Zellen des einem bestimmten Wachstumsschema folgenden Amphibieneies während der Ruhe die Radiärsysteme gerade so unabhängig in ihrer Lage sind, wie in frei beweglichen Zellen (Leukocyten) oder solchen, die regellose Haufen bilden (Salamanderhoden).

Der Beginn der Zellteilung macht sich nun zuerst am Kern durch die Ansammlung des Chromatins zu dicken Fäden bemerkbar und gleichzeitig durch das Auftreten von Zugbändchen unter den von den Centrosomen zur Kernmembran verlaufenden Fasern (Taf. XIII, Fig. 6). Letztere, dicke, glatte Fasern, von einem hellen Saum beiderseits begleitet, wurden von DRÜNER abgebildet (cf. Taf. VI, Fig. 30, 31, 34, 38) und der Saum als eine die Faser umgebende Hülle aufgefaßt<sup>1)</sup>. Dieser Deutung muß ich zustimmen, denn auf Querschnitten ist die Faser als ein dunkles, von einem hellen Hof umgebenes Korn (wie Taf. XIII, Fig. 5 es in einem späteren Stadium der Mitose darstellt) zu sehen. Es verschwindet nun die Kernmembran erst teilweise, dann ganz, und gleichzeitig treten die ersten Anfänge der Spindelentwicklung auf. Besser als alle Beschreibung wird dies Fig. 2, Taf. XIII veranschaulichen. Da in derselben die nach oben in der Zeichnung gelegenen Fasern bei hoher Einstellung, die unteren, entgegengesetzten und den Chromosomen zunächst gelegenen bei tiefer Einstellung des Tubus

1) l. c., S. 340.

zu sehen sind, haben wir hier das genaue Ebenbild einer jener Figuren vor uns, wie sie DRÜNER für den Salamander auf seiner Taf. V, Fig. 17 u. 19 abbildet, und von denen er ausführlich erörtert<sup>1)</sup>, daß sie eine schalen- oder nachenförmige Gestalt aufweisen, in deren Höhlung der Beschauer von vorn und etwas seitlich hineinschaut. Auf dem Querschnitt würde dieselbe die Form des Schemas Taf. XVII, Fig. 35 besitzen. An der Seite der stärksten Krümmung dieser Spindelfigur liegen die Chromosomen. DRÜNER hat in der Anordnung dieser Figuren einen Beweis für seine Deutung der Centralspindel als eines Stützorganes erblickt, welches die Aufgabe hat, die Centrosomen vor einer Verlagerung durch den Zug der sie mit den Chromosomen verbindenden kontraktile Zugbändchen (Mantelfasern) zu schützen. Denn die Spindelfasern kommen in derjenigen Richtung zuerst zur Anlage und stärksten Ausbildung, in welcher die Centrosomen, dem Zug der Bändchen folgend, ausweichen würden, wenn sie einer Stütze entbehrten<sup>2)</sup>. Sie nehmen also den Ort ein und die Form an, die für die Stützfunktion in diesem Fall die zweckmäßigsten sind.

Wenn noch ein Zweifel bestehen könnte, daß die für den Salamanderhoden so klar und überzeugend nachgewiesene stützende Funktion der Centralspindel auch für das Tritonei gelte, was DRÜNER durch den Hinweis auf die verschiedene Dicke der Spindelfigur vor und nach der Trennung der Chromosomenhälften wahrscheinlich gemacht hat, so wird dieser Befund (Fig. 2) die völlige Übereinstimmung der Centralspindel beider Zellen in ihrer mechanischen Bedeutung bestätigen. Gleichzeitig beweist er uns aber auch, daß speziell die Zellen der älteren mehrschichtigen Blastula dasselbe primitive Verhalten in der Anlage der Spindel zeigen wie die Spermatogonien des Salamanderhodens, d. h. es kommt die Spindel kurz nach dem Auftreten der Zugbändchen zur Anlage, erst dann, wenn die Centrosomen in der That einer Stütze bedürfen.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung der Spindelfigur kommt es zur Verlagerung der Chromosomen durch den Zug der Mantelfasern in die Äquatorialebene, eine von beiden Polen gleichweit und senkrecht zu ihrer Verbindungslinie gelegenen Ebene, in welcher sie sich um die inzwischen gestreckte, symmetrische

---

1) l. c., S. 294.

2) l. c., S. 292.

Spindel gleichmäßig herumlagern. Dieses, sowie die weiteren Folgen der Kontraktion der Mantelfasern, die Verkürzung und Zunahme der Breite der Spindelfigur, ist von DRÜNER auch für das Tritonei schon so ausführlich beschrieben und erklärt, daß ich auf seinen Text und seine Figuren verweise und nur erwähnen will, daß in den uns augenblicklich vorliegenden Stadien diese Vorgänge dieselben sind.

Jedoch die Chromosomen weisen in ihren Lagerungsverhältnissen bemerkenswerte Besonderheiten auf. Von einer sternförmigen Anordnung derselben (vergl. Schema 37, Taf. XVII), wie sie die Tafeln DRÜNER's so ausgezeichnet (für den Salamander in Fig. 29, 49 und den Triton in Fig. 38) erkennen lassen, ist hier nichts zu bemerken. Die chromatischen Fäden liegen in mehr oder minder geraden oder geschwungenen und gekrümmten Formen in der Äquatorialebene, ohne daß ein bestimmter Schleifenwinkel deutlich zu erkennen wäre (vergl. Fig. 1, Taf. XIII). Dieselben lassen anfangs keine Längsspaltung erkennen bis zu dem Augenblick, wo die Trennung und das Auseinanderweichen der Hälften der chromatischen Elemente nach den Polen stattfindet. Erst dann tritt auch bei allen Tochterelementen ein Schleifenwinkel auf. Letzterer liegt dem Pol, die Schleifenenden der Äquatorialebene zugewendet (Fig. 15, Taf. XIV stellt dies dar, freilich für jüngere Eier, die aber in diesem Punkt mit den vorliegenden übereinstimmen).

Die unregelmäßige Form der Chromosomen während der Lage in der Äquatorialebene zeigt besonders der Querschnitt durch eine Spindel auf dem Höhepunkt der Spannung, bei welcher die Spindelfasern selbst, durch die Belastung der Pole ad maximum auseinandergedrängt, größtenteils in der Peripherie des unregelmäßig kreisförmigen Spindelquerschnittes liegen: Fig. 5, Taf. XIII. Diese Figur zeigt aber gleichzeitig, wie tief die Chromosomen in das Spindelgerüst eindringen können, ein Verhalten, das in diesen Stadien in wechselndem Maße und im vorliegenden Fall ganz excessiv sich darstellt.

Es ist nun schon von DRÜNER<sup>1)</sup> nachgewiesen worden, daß außer den Zugbändchen noch feine, mikrosomal gebaute Fibrillen die Chromosomen mit dem Pol verbinden, welche aber nach ihm früh einer regressiven Metamorphose verfallen und häufig schon

---

1) l. c., S. 283.



im Monasterstadium nicht mehr nachweisbar sind oder deutlich rudimentären Bau zeigen. In unserem Fall sind diese feinen Fibrillen in großer Zahl und Deutlichkeit zu sehen (Fig. 1, 3, Taf. XIII), und zwar namentlich zu der Zeit des Monasterstadiums. Es ist zwar nur in besonders günstigen Fällen ihrer Anheftung an den Chromosomen erkennbar, und daher war es nicht möglich, mit Sicherheit festzustellen, ob sie den ganzen Rand der Chromosomen einnehmen. Ich halte dies trotzdem für den ausgebildeten Monaster für das Wahrscheinliche.

Während nun DRÜNER diese Fibrillen als rudimentäre, außer Funktion gesetzte Bildungen ansieht und dies namentlich aus seiner Figur 36<sup>1)</sup> hervorgeht, wo einige Chromosomen während der Spindelentwicklung nur mit einem Pol verbunden sind und sich diesem, dem Zug des Zugbändchens entsprechend, nur mit dem Ansatzpunkt desselben, dem Schleifenwinkel, genähert haben, die Schleifenenden aber in der Richtung des Zuges nachschleppen, sind in den uns vorliegenden Stadien des Tritoneies diese Fasern noch voll in Funktion. Es geht dies aus der Lagerung der Chromosomen hervor.

Fig. 3, Taf. XIII zeigt den vom Messer schräg abgehobenen Pol eines Monasters in der Ansicht von innen. Ein langer Chromatinfaden ist in der Spindel so orientiert, daß die mittlere, in der Figur heller gehaltene Partie mit der Konvexität nach der Außenseite der Spindel zu schaut, während die beiden Enden sich in das Innere der Spindel hineinschlagen. Diese Lage läßt sich nicht aus der Zugwirkung zweier Bändchen allein erklären. Denn man müßte dann zunächst annehmen, daß gerade gegenüber dem einen sichtbaren Bändchen das andere, vom anderen Pol herkommend, inserierte, da sonst die horizontale Lage der dem betreffenden Schleifenwinkel benachbarten Chromosompartie unerklärt bliebe. Der Ansatzpunkt der beiden Zugbändchen müßte aber fernerhin der Spindelachse näher gelegen sein als irgend ein anderer Punkt des Chromosoms, da die Zugbändchen sich bei der Kontraktion möglichst in die kürzeste Verbindungslinie der beiden Pole, die Spindelachse, einzustellen, also ihre Insertionspunkte am Chromosom möglichst dieser zu nähern versuchen würden. Statt alledem ist das Gegenteil der Fall. Gerade die freien Enden dringen am tiefsten in die Spindel ein, statt in der Zugrichtung

---

1) l. c., Figurenerklärung, S. 341.

nachgeschleppt zu werden (vergl. DRÜNER Fig. 36, 49, 55, 63, 64, 65), und der Insertionspunkt des Zugbändchens liegt am Übergang zur peripheren Partie des Chromosoms. Es müssen also noch andere Zugkräfte wirksam sein, und diese können nur von den feinen Fibrillen, welche Pol und Chromosomen verbinden, ausgehen.

Es erklären sich dann die vielen Verbiegungen und Krümmungen der Chromatinfäden, wie sie namentlich der Querschnitt (Fig. 5, Taf. XIII) zeigt, und der Mangel der Andeutung jeder Sternfigur, da eben jeder Teil des Chromosoms sich der Spindelachse so viel als möglich zu nähern sucht und dabei teils von den anderen Chromosomen, teils von den Fasern der Centralspindel gehindert wird. Es ist von BOVERI<sup>1)</sup> für das Ei von *Ascaris megalocephala*, wo gleichfalls an die Chromosomen in ihrer ganzen Ausdehnung von beiden Polen Fibrillen herantreten, so eingehend und klar bis in alle Details dargelegt worden, wie genau die Lagerung der Chromosomen in allen Fällen der vorausgesetzten Zugwirkung der vorhandenen Fibrillen entspricht und dadurch die Kontraktilität dieser Fasern erwiesen worden, daß ich glaube, mich hier mit dem Hinweis auf die große Ähnlichkeit in der Lagerung der Chromosomen beim *Ascarisei* und dem vorliegenden Stadium des Tritoneies begnügen und auf eine eingehendere Besprechung verzichten zu können (vgl. Schema 38 u. 39, Taf. XVII). Nur das will ich noch erwähnen, daß auch die Schleifen, welche durch ihre starke Annäherung an einen Pol (vor der Trennung der Schleifen natürlich) eine fast ausschließliche Verbindung mit diesem vermuten lassen, nicht mit einem Punkt dem Pole genähert sind, sondern einen mehr oder minder großen Teil ihrer Länge diesem zuwenden<sup>2)</sup>).

1) TH. BOVERI, Zellstudien. Jen. Zeitschr., XXII, S. 761 u. f.

2) Ich will hier auf Figg. 22 a und c Taf. XVI hinweisen, welche zwei aufeinander folgende Schrägschnitte durch einen freilich jüngeren Stadien angehörigen Monaster darstellen, in welchem aber auf das dem Pol stark genäherte Chromosom die hier besprochenen Verhältnisse Anwendung finden. Konstruiert man sich aus den beiden Schnitten dessen Stellung zur Spindelachse, so resultiert, daß eine beträchtliche Winkelstellung vorliegt, was um so auffallender ist, als fast alle übrigen Chromosomen der Figur parallel der Spindelachse liegen. Es müssen hier aber bereits Verbindungen mit dem anderen Centrosom hinzugekommen sein, weil sonst das Chromosom genau in der Peripherie einer mit seiner Entfernung vom Pol als Radius um diesen konstruierten Kugel liegen müßte. BOVERI cf. Fig. 62 und 63.

Wenn nun auch die Centralspindel ein Vordringen der Chromosomen bis zur Spindelachse verhindert, so verhindert sie doch nicht ein tiefes Eindringen derselben. Auffallend bleibt es jedoch, daß unsere Figur 5 ein viel stärkeres Eindringen der Chromosomen zeigt, als dies dann der Fall ist, wenn dieselben nur von den Zugbändchen dirigiert werden und also der Spindeloberfläche eine viel geringere, keilförmige Fläche darbieten (Schema 37, Taf. XVII), die zum Eindringen viel geeigneter erscheint (vergl. DRÜNER, Fig. 27, 29, 34, 49). Es müssen also noch besondere Bedingungen in der Spindel selbst liegen, die das Eindringen erleichtern, auf welche später zurückzukommen ist.

Wird nun durch das Vorhandensein einer Centralspindel und den Ausschluß der Chromosomen aus der Nähe der Spindelachse durch diese schon ein Unterschied zum *Ascarisei* gesetzt, so besteht ein anderer in der Differenzierung innerhalb der kontraktilen Elemente beim Triton, indem neben den feinen Fäden besondere Bändchen bestehen, welche in der folgenden Phase der Mitose die Hauptrolle zu spielen bestimmt sind. Ob dieselben während der Vorbereitung des Monasterstadiums und während desselben das Übergewicht über die feineren Fasern haben oder nicht, kann ich nicht entscheiden, da es in dem Gewirr von chromatischen und achromatischen Elementen nur selten gelingt, die Anheftungsstellen der kontraktilen Elemente mit Sicherheit zu erkennen<sup>1)</sup>. Es schien mir nur manchmal, als ob in dem Beginn der Metaphase<sup>2)</sup> der Achsenfaden dieser Bändchen nicht glatt, sondern körniger Struktur sei, was darauf schließen ließe, daß sie noch nicht kontraktile seien.

Differenzierter als beim *Ascarisei*, stellt sich dieser Zugmechanismus doch weit primitiver als beim Salamanderhoden dar und

---

1) Ich bediente mich zur Untersuchung solcher Detailfragen mit Vorteil der EHRLICH'schen Blenden, deren kleinste ich in das apochrom. Okular 12 einkittete. Diese Blenden erleichtern die Untersuchung dadurch, daß sie die Aufmerksamkeit auf ein kleines Gebiet des Gesichtsfelds konzentrieren, wie man in den Gemäldegallerien ein einzelnes Bild durch ein Papprohr zu betrachten und zu isolieren pflegt.

2) Ich bezeichne nach FLEMMING die Periode bis zum Beginne der Chromosomenwanderung mit Prophase, die Periode der Wanderung mit Metaphase und die der Kernrekonstruktion mit Anaphase. Der zweite Teil der Metaphase (Wanderung gegen die Pole) heißt Metakinese. Polsonne, Centrosphäre, Astrosphäre habe ich promiscue gebraucht.

nimmt eine vermittelnde Zwischenstellung zwischen beiden ein. Ob die älteren Stadien des Tritoneies (die Gastrulazellen) weiter ausgebildet und den Hodenzellen ähnlich sich verhalten, scheint mir nach den Ausführungen DRÜNER's und seinen Abbildungen sehr wahrscheinlich. Immerhin giebt schon DRÜNER in einer Anmerkung an, daß bisweilen im Ei von Triton die Chromosomen in weit höherem Maße in die Spindel eingebettet seien, als beim Salamanderhoden, und ihre Anordnung keine so regelmäßig sternförmige sei, sondern mehr an diejenige im *Ascarisei* erinnere<sup>1)</sup>.

Für nicht minder primitiv muß ich die Art halten, in der das Chromatin sich teilt. Spaltung der Fäden und Trennung der Tochterelemente fallen in diesen Mitosen zeitlich zusammen, und ich muß alle abweichenden Fälle (bei *Ascaris* und gewissen Zellen des Salamanderhodens) mit DRÜNER<sup>2)</sup> für gerade solche Heterochronien halten, wie sie die Anlage der Centralspindel bei der heterotypischen Kernteilung lange vor ihrer Inanspruchnahme als Stützorgan beispielsweise ist.

Mit dem Beginn der Metakinese zerfallen auch bei unseren Zellen die feinen Zugfäserchen; sie werden rudimentär und treten außer Funktion. Denn nicht wie bei *Ascaris* nähern sich die Tochterelemente den beiden Polen so, daß sie entsprechend der gleichmäßigen Kontraktion der gleich langen an ihnen anhaftenden Fibrillen mit jedem Punkt vom Centrosom beständig gleich weit entfernt sind (BOVERI, Fig. 64*b*), sondern sie wandern mit einem typischen Schleifenwinkel auf das Centrosom zu, gezogen von den Zugbändchen, die jetzt allein die Verlagerung bewirken und nur ihren Ansatzpunkt am Chromosom dem Pol direkt nähern, die Schleifenenden jedoch nur indirekt, durch die Kontinuität mit dem Schleifenwinkel, in der Zugrichtung nachziehen. Die Schleifenwinkel, die während der Metakinese auftreten, sind also keine dauernden Attribute der Chromatinfäden. Sie bilden sich durch eine Besonderheit des Zugmechanismus aus unregelmäßig gelagerten Chromatinfäden aus, die ihre Gestalt anderen, primitiveren Mechanismen verdanken, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß ursprünglich zwischen der Stelle des Chromosoms, an welcher bei den Tochterschleifen der Winkel auftritt, und derjenigen, an welcher

---

1) l. c., S. 289.

2) Unveröffentlichter Vortrag in der med. naturw. Gesellschaft zu Jena.

er bei der Mutterschleife einstmals lag, eine nähere Beziehung nicht besteht. Wenn also RABL<sup>1)</sup> besonderen Wert darauf gelegt hat, daß „der primäre Winkel der Tochterschleifen auf den primären Winkel der Mutterschleifen zurückzuführen ist“, so handelt es sich dabei um weit differenzierte Vorgänge bei hoch entwickelten Teilungsmechanismen in Geweben von Salamandra und Proteus, bei denen im Sinne einer Abkürzung und Vereinfachung der Teilung die Stelle des Schleifenwinkels erblich fixiert und stets dieselbe ist.

Haben die Tochter-Chromosomen den Pol erreicht, so tritt die Rekonstruktion des Kerns und die Teilung des Zellleibes ein. Aber noch während der Metakinese weist der Pol Besonderheiten auf, die zu erwähnen sind. VAN DER STRICHT sagt in seiner Schrift über die Attraktionssphäre, daß er beim Tritonei gewöhnlich im Stadium der Zellruhe Teilungsbilder der Centrosomen und ihrer Sphären gesehen habe, daß dieselben aber auch während der vorhergehenden Teilung schon vorkämen und „exceptionnellement au stade de l'étoile mère“<sup>2)</sup>. Nach meinen Untersuchungen am Tritonei glaube ich umgekehrt, daß in allen Stadien der Eientwicklung die Ausnahme VAN DER STRICHT's die Regel ist, und daß die Teilung der Sphären im Monasterstadium mit der Teilung des Centrosoms beginnt und während der Metakinese sich die Tochttersphären gestalten. Dasselbe beobachtete DRÜNER an den Gastrulazellen des Tritoneies und am Salamanderhoden<sup>3)</sup>, so daß es sich hier um einen Vorgang von allgemeiner Bedeutung handeln dürfte. Während der Zellruhe finden sich, wie schon eingangs erwähnt, stets zwei Polsonnen, und Bilder, wie sie VAN DER STRICHT in seiner Fig. 2 als Typus der Teilung des Centrosoms während der Zellruhe darstellt, glaube ich so auffassen zu können, daß es sich hier um eine Verdoppelung des einen Centrosoms, also das Vorhandensein von drei Centrosomen handelt, ein Vorkommnis, das HEIDENHAIN als erster bei Leukocyten beschrieben hat<sup>4)</sup>. Ich habe bei Zellen der älteren mehrschichtigen Blastula das Vorkommen von 3 Centrosomen in einer Zelle nur ganz ausnahmsweise beobachtet. Einmal fand ich in dem Loche eines Ringkerns

---

1) RABL, Ueber Zellteilung. Morph. Jahrb., X, 1885, S. 214.

2) l. c., S. 181, Fig. 2, 15, 14, 13, 12.

3) l. c., S. 301.

4) l. c., Neue Untersuchungen.

ein Mikrocentrum mit 2 Centrosomen, während das andere, im Zellprotoplasma gelegen, einen Centrankörper aufwies. Auch in einer am Schluß der Metakinese befindlichen Spindel wies der eine Pol 3 Centrosomen auf.

Nachdem die Polkörperchen sich während des Monasterstadiums geteilt haben<sup>1)</sup>, verlaufen die Teilungsvorgänge der Sphären so, wie sie Fig. 7, Taf. XIII am Pol einer Spindel darstellt, die gerade in das Stadium der Metakinese eintritt. DRÜNER hat schon beim Salamanderhoden Bilder gesehen, in denen wie hier jeder Pol für sich von konzentrischen Kreisen umgeben ist und andererseits für beide Pole gemeinsame konzentrische Kreise sich finden (l. c., vergl. Fig. 42, 45); während nun aber seine Präparate eine weitere Ermittlung des Verhaltens der Strahlen zu den jedem Pol eigenen und den beiden gemeinsamen konzentrischen Kreisen nicht gestatteten<sup>2)</sup>, läßt sich bei diesen Stadien des Tritoneies so viel aus dem dichten Filz von sich kreuzenden Fasern bei immer wieder erneutem Betrachten unter günstigsten Beleuchtungsverhältnissen erkennen, daß einmal Fibrillen von jedem der Polkörperchen ausgehen, sich mit solchen der anderen Sphäre kreuzen und durch die gemeinsamen konzentrischen Ringe hindurch in das Protoplasma hineinstrahlen. Diese weisen die jedem Pol eigenen konzentrischen Ringe auf, von denen unsere Figur an dem einem Pol zwei erkennen läßt. Außer diesen Fasern existieren aber noch eine Menge anderer, welche nicht nach einem der beiden Pole centriert sind und die sich nur außerhalb des innersten der gemeinsamen Kreise finden. Es ist also mehr wie wahrscheinlich, daß diese Fibrillen in dem letztgenannten Kreis ihren Ursprung nehmen und Träger der übrigen gemeinsamen konzentrischen Kreise sind, von denen in unserem Fall nur einer zu sehen ist<sup>3)</sup>. Diese Figur läßt sich nur so

1) Einen Monaster mit zwei Polkörperchen habe ich, um die Arbeit nicht mit Zeichnungen zu überladen, für diese Stadien nicht dargestellt. Doch verhalten sich jüngere Stadien in dieser Hinsicht ganz gleich, und daher mag Fig. 23, Taf. XVI, die den Pol eines Monasters darstellt, als Illustration dienen.

2) l. c., S. 305.

3) Man vergl. diese Figur mit dem Schema M. HEIDENHAIN's in Fig. 87 A seiner „Neue Untersuchungen etc.“ und die Anmerkung auf S. 713: Stellen wir uns vor, daß in dem Mikrocentrum . . . zwei Centrankörper enthalten sind, so dürften . . . nicht von jedem Centro-

deuten, daß nach der Teilung des Centralkörperchens um jedes Tochtercentrosom eine neue Sphäre sich bildet, von welcher aus in das beide Tochttersphären gemeinsam umhüllende System der Radien und konzentrischen Kreise der Muttersphäre hinein zahlreiche Radien einwachsen. Werden diese schon die Radien der mütterlichen Polsonne und ihre Querverbindungen lockern, so kommt es erst zu einer Sprengung und regressiven Metamorphose letzterer, wenn die äußersten Ringe der jungen Sphären sich so weit ausgedehnt und die Tochtercentrosomen sich so weit voneinander entfernt haben, daß es zu einer Berührung der konzentrischen Systeme beider Generationen kommt. DRÜNER, der am Salamanderhoden als einem für diese Dinge entschieden weniger günstigen Objekt die Anordnung der Radien nicht sah, erschloß gleichwohl indirekt aus seinen und seiner Vorgänger Beobachtungen die Bedeutung der konzentrischen Kreise für diese Wachstumsvorgänge und vertritt dies in seinem Versuch einer vergleichenden Morphologie der Zellteilung, wie folgt<sup>1)</sup>: „Wenn nun die Mikrosomen Knotenpunkte eines netzförmigen Fadenwerkes (VAN BENEDEN) sind, so ist eine Durchkreuzung nur bis zu der äußersten, in dem Strahlensystem vorhandenen Mikrosomenreihe ohne Zerreißung dieser Querverbindungen möglich.“ Für diese Auffassung dürfte die vorliegende Beobachtung eine Stütze sein und damit auch für die daraus folgende Konsequenz für den Modus der Entfernung der Centrosomen voneinander: „Zerreißen also diese Querverbindungen nicht, so müssen die Centren der beiden Systeme sich in dem Maße voneinander entfernen, wie die mit der Verbindungslinie derselben zusammenfallenden Strahlen sich verlängern.“

Während nun diese Entfernung der Centrosomen durch das Wachstum der Sphären vor sich geht, rekonstruiert sich aus den Chromosomen der Kern, und es tritt die Zelle, nachdem mittlerweile auch ihr Leib durch eine Zellhaut in zwei Teile getrennt worden ist, in das Stadium der Ruhe ein. Wenn ich nun zu Beginn der Schilderung der Verhältnisse in der ruhenden Zelle aus-

---

soma her allseitig ausgebildete Radiensysteme ihren Ursprung nehmen.... Diese Regelung der Ursprungsorte der centrierten Fäden ist ein wichtiger Punkt, und ich glaube, daß dieselbe in allen Fällen überall in der nämlichen Art erfolgt, so daß hier kein punctum variationis der Mitose vorliegt.“

1) l. c. S. 323.

geführt habe, daß zwischen den Centrosomen der beiden in ihr befindlichen Sphären direkte Verbindungsfasern nicht bestehen, so bedarf dies einer sehr wichtigen Einschränkung. VAN DER STRICHT, der auf das Verhalten der Polstrahlen genau geachtet hat, beschreibt außer den ungekreuzten (*fibrilles périphériques*) und gekreuzten (*fibrilles entrecroisées*) Fasern an erster Stelle folgende: „D'abord des fibrilles réunissant les corpuscules centraux. Elles correspondent au fuseau central de HERMANN. On pourrait les désigner sous le nom de fibres bipolaires. ED. VAN BENEDEN et NEYT les représentent dans plusieurs oeufs d'*Ascaris*“<sup>1)</sup>. Vergleicht man nun aber seine Figuren mit dieser Beschreibung und mit denen HERMANN's, auf welche er hinweist, so ist der Kontrast ein großer. Die Figg. 3, 4, 5, 6, 7, 8 und 14 VAN DER STRICHT's scheinen auf den ersten Blick Verbindungsfasern zu enthalten, doch dürfte es bei genauerem Zusehen schwer sein, auch nur eine sicher durchlaufende Faser zu erkennen. Fig. 15 zeigt freilich derartige Fibrillen, aber da sie ein sehr junges Stadium darstellt, müßte man nach den Bildern VAN DER STRICHT's immer daran denken, daß dieselben bei größerer Entfernung der Centrosomen voneinander wieder verloren gingen. Deshalb scheint mir der Vergleich mit der Spindelanlage bei der heterotypischen Form der Kernteilung des Salamanderhodens unhaltbar. Dort handelt es sich von vornherein um die Anlage einer typischen Spindel, wenn auch in kleinem Maßstab, eine hoch entwickelte und von den ursprünglichen Zuständen weit differenzierte Erscheinung, welche mit diesen angeblichen *fibres bipolaires* nicht das Geringste zu schaffen hat<sup>2)</sup>.

Ich habe mein besonderes Augenmerk auf das Vorhandensein von Verbindungsfasern zwischen den Polen gerichtet und in sehr vielen Fällen von solchen nichts wahrnehmen können. Ebenso wenig ist bei den Spermatogonien des Salamanderhodens etwas davon zu entdecken. Untersucht man jedoch jüngere Stadien der mehrschichtigen Blastula, in denen die Verhältnisse viel größer und der Beobachtung zugänglicher sind, so stößt

---

1) l. c. S. 180.

2) Auch REINKE hat neuerdings (Zellstudien II l. c.) auf Grund von sehr genauen Abbildungen über die ersten Vorgänge beim Auseinanderweichen der Sphären zwar ausdrücklich betont, daß eine eigentliche Spindel nicht vorhanden sei, sondern ein Netzwerk zwischen den beiden Astrosphären sich finde, aber doch diese Bilder mit der heterotypischen Spindelanlage identifiziert.



man hin und wieder auf Bilder, bei welchen man Verbindungsfasern zu sehen glaubt, um dann bei längerer Beobachtung häufig doch wieder schwankend zu werden. Insofern glaube ich, daß VAN DER STRICHT in seinen Figuren mehr als in seinem Text das Richtige getroffen hat. In Fig. 12 Taf. XIV habe ich möglichst naturgetreu ein derartiges Bild wiedergegeben. Man sieht in der Mitte der sich kreuzenden Fasern, ziemlich genau in der kürzesten Verbindungslinie der Centrosomen, eine gewellte, etwas stärkere Faser als die übrigen, die man zwar nicht ganz bis zum Centrosom beiderseits verfolgen kann, die aber so tief in jede der beiden Sphären eindringt, daß ich sie für eine fibre bipolaire halten muß. Das Gleiche gilt von einer zweiten, stumpfwinklig gebogenen Faser, die etwas höher als die ersterwähnte liegt. Wenn ich diese Fasern deuten soll, so möchte ich mich VAN DER STRICHT, so wenig auch sein erster Vergleich mir gerechtfertigt erscheint, doch ganz in dem zweiten, in dem Hinweis auf gleiche Verhältnisse beim Ascarisei anschließen. VAN BENEDEN und NEYT haben in ihren Zeichnungen (l. c. Fig. 2, 3, 11, Taf. I, und Fig. 1, 5, 14, Taf. VI) vereinzelte „fibres bipolaires“ in gleichen Stadien wie beim Tritonei dargestellt und BRAUER<sup>1)</sup> bestätigt das Vorhandensein derselben; DRÜNER hat diesen Befund der belgischen Forscher in seinem Versuch zur vergleichenden Morphologie der Zellteilung verwertet<sup>2)</sup>, indem er darauf hinweist, daß unter den ursprünglich gleich starken Fibrillen der durch ihr Wachstum sich gegenseitig immer mehr voneinander wegdrängenden Sphären die für die Fortbewegung der Centrosomen geeignetsten Radialien nach den Prinzipien der Selektion die stärkste Ausbildung erfahren müssen. So haben sich die der Verbindungslinie der Centrosomen zunächst gelegenen Fasern schon beim Ascarisei von den übrigen differenziert, indem sie zu je zweien zu Druckfasern verschmolzen. Bei den Spermatogonien des Salamanders ist dies anders. „Bevor es hier . . . zur Bildung der phylogenetisch älteren fibres réunissantes kommt, treten schon die Fasern der Centralspindel, entsprechend den durch die Massenzunahme des Kerns umgestalteten Verhältnissen auf. Diese treffen im Winkel aufeinander, vereinigen sich miteinander in der so charakteristischen Bogenform und übernehmen nun zugleich die einstmalige<sup>3)</sup> Funktion der fibres ré-

1) A. BRAUER, Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*, Arch. f. mikr. A., Bd. 42, S. 153.

2) l. c. S. 324.

3) Im Text steht „einstweilig“, ein Druckfehler.

unissantes und machen ihre Ausbildung entbehrlich. Ob diese überhaupt noch zur Anlage kommen, kann nicht entschieden werden, da sie dann von Fasern der sich streckenden Centralspindel nicht abgrenzbar wären“, jedenfalls würde „diese Erscheinung dann als Heterochronie zu bezeichnen sein“<sup>1)</sup>.

Die Form unserer Fasern in Fig. 12 entspricht nun ganz den Anforderungen, die wir an Druckfasern zu stellen haben, und bei den anderen Anzeichen eines primitiven Verhaltens des Mechanismus dieser Zellen junger Tritoneier darf es uns nicht wunder nehmen, auch in diesem Punkte auf die Spuren eines phylogenetisch alten Zustandes zu treffen. Haben sich einmal zwei der Verbindungslinie der Centrosomen benachbarte Strahlen zu einer Druckfaser vereinigt, so werden dieselben gegenüber den frei gebliebenen geraden Schwesterstrahlen, die bei ihrem Wachstum sich zwischen die Strahlen des anderen Systems hineinschieben, in dem Augenblick eine gewellte und gebogene Form annehmen, in welchem das Auseinanderweichen der Centrosomen mit dem Wachstum des Druckstrahls nicht gleichen Schritt hält, und dieses Mißverhältnis wird um so eher auftreten, je weniger funktionskräftig die Druckfasern sind und je mehr sie sich einem rudimentären Zustande nähern. Die winkelig gebogene Faser repräsentiert unmittelbar den Zustand, wo zwei Strahlen der beiden Sphären aufeinander getroffen und eben verschmolzen sind.

Zum Schluß haben wir noch einen Blick auf die Stellungsverhältnisse der Spindeln während der Metaphase zu werfen und zu prüfen, ob dieselbe Regellosigkeit herrscht, welche wir in der Lagerung der Centrosomen während der Zellruhe konstatierten. O. HERTWIG hat sich als erster mit dem Verhältnis der Spindelstellung zum Zelleib beschäftigt<sup>2)</sup> und ist für die ersten Furchungsstadien von Echinodermen- und Amphibieneiern zu dem Resultat gelangt, daß „die Lage der Kernachse . . . in einem Abhängigkeitsverhältnis zur Form und Differenzierung des ihn umhüllenden protoplasmatischen Körpers“<sup>3)</sup> steht, und zwar derart, daß die Spindelachse sich stets in den größten Durchmesser des Protoplasmaleibes einstellt. Später hat HERTWIG diesen Befund verallgemeinert: „Es läßt sich hier das zweite allgemeine

---

1) l. c. S. 326.

2) O. HERTWIG, Welchen Einfluß übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen? Jena 1884.

3) S. 29.

Gesetz aufstellen, daß die beiden Pole der Teilungsfigur in der Richtung der größten Protoplasma-massen zu liegen kommen . . .“<sup>1)</sup>). In den vorliegenden Stadien trifft nun dieses HERTWIG'sche Gesetz entschieden nicht zu. Man sieht Spindeln in allen Stadien der Metaphase und Anaphase zum größten Zelldurchmesser die wechselndsten Stellungen einnehmen, und es ist gar nicht selten, daß die Spindelachse in dem weit<sup>aus</sup> kürzesten Durchmesser einer Zelle steht. Ebenso wenig ist die Spindel regelmäßig centriert im Zelleib. Neben solchen Stellungen, wo das Centrum der Zelle von der Spindel eingenommen wird, kommt ebenso oft der Fall zur Beobachtung, daß die Spindel excentrisch in irgend einer Richtung des Protoplasmakörpers steht. Besonders häufig ist dies in den Zellen, welche die Eioberfläche bilden, der Fall. Diese Zellen haben sehr häufig in der Richtung des Eiradius ihre größte Ausdehnung. Die Spindeln pflegen in ihnen dann im kürzesten Durchmesser, parallel der Eioberfläche, in einer Stellung, die wir mit den Botanikern periklin nennen wollen, und der Eioberfläche näher als der Zellbasis zu stehen. Aber es gelang mir auch hier, wenn auch selten, Ausnahmefälle aufzufinden, so neben Zwischenstellungen einen unverkennbaren Fall, in welchem ein ausgebildeter Monaster direkt senkrecht zur Eioberfläche (radiär) eingestellt war. Unterziehen wir die Stellung der Spindelachse tiefer gelegener Zellschichten gegenüber der Konfiguration des Eies, seiner Oberfläche und den Wänden der Blastulaböhle einer genaueren Betrachtung, so ist in diesen keinerlei Beziehung zu jener zu bemerken. Sowohl zur Eioberfläche, wie zur Höhlenwand trifft man die Spindel bald in paralleler, bald senkrechter, bald in irgend einer Zwischenstellung. Ich will mich vorläufig begnügen, diese Verhältnisse erwähnt zu haben, und nur noch einige statistische Bemerkungen anfügen, die zur Erhärtung des Gesagten dienen mögen. Ich fand bei einer mehrschichtigen Blastula von 20 Spindeln<sup>2)</sup> in der obersten Zellschicht 8, davon

---

1) O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe, Jena 1892, S. 175.

2) Es wurden nur solche Spindeln gezählt, von denen beide Pole im Schnitt lagen. Da diese bei den verhältnismäßig großen Spindeln und dünnen Schnitten selten sind, so erklärt sich die geringe Zahl dieser Statistik. Um sie zu vermehren, zog ich Eier mit kleineren Zellen und übersichtlicheren Verhältnissen heran, Gastrulastadien.

7 periklin, eine in Zwischenstellung; in den unteren Schichten 12, in wechselnden Stellungen.

In älteren Stadien, in welchen bereits die Gastrulation im Gange und Ekto- und Entoderm angelegt waren, fanden sich von 40 Spindeln in der oberflächlichen Ektodermsschicht 12, sämtlich in perikliner Stellung, in den tiefen Ektodermsschichten 17 in den verschiedensten Stellungen, und ebenso regellos waren die 11 im Entoderm gelegenen gelagert. Auch hier war in der die Urdarmhöhle begrenzenden Entodermsschicht eine regelmäßige Einstellung nicht zu bemerken.

Wenn also unter diesen 20 Spindeln in der Oberflächenschicht nur eine nicht periklin stand, so gesellen sich zu dieser Ausnahme noch andere, die ich in jungen Blastulastadien beobachtete, darunter die oben erwähnte. Eine Zählung nahm ich bei diesen nicht mehr vor.

Der Mechanismus der Zellteilung bei älteren mehrschichtigen Blastulae stellt sich also, wenn ich alles über ihn Gesagte kurz zusammenfassen soll, in allen wesentlichen Punkten als der gleiche dar, wie der im Gastrulastadium desselben Tieres und in den Spermatogonien des Salamanderhodens von DRÜNER nachgewiesene. Nur in verschiedenen Einzelheiten weicht der Teilungsmodus von demjenigen älterer Zellen ab: in dem Vorhandensein von besonderen Druckfasern, fibres bipolaires, während der Zellruhe, in der Zugwirkung zahlreicher Fibrillen auf die Chromosomen im Beginn der Metaphase bis zur vollen Ausbildung des Monasters. Beide Abweichungen nähern sich den Verhältnissen bei *Ascaris megalocephala* und stempeln den Zellteilungsmechanismus dieser Blastomeren zu einem primitiveren, weniger differenzierten, als den älterer Zellen (aus dem Gastrulastadium und Salamanderhoden), ein Befund, von dem wir nach dem biogenetischen Grundgesetze auch für die palingenetische Entstehung dieses Mechanismus annehmen müssen, daß er dem Modus bei ausentwickelten Zellen fertiger Gewebe vorausging.

Andererseits bemerkten wir Abweichungen des Teilungsmechanismus in dem oft tiefen Eindringen der Chromosomen in die Spindel, die bisher ebensowenig eine Erklärung fanden, wie das Verhältnis der Zellorganisation zum Wachstum des Eies, und auf die wir erst dann werden eingehen können, wenn wir jüngere Eier, einschichtige Blastulae, in ihrem Verhalten betrachtet haben werden.

## Die einschichtige Blastula.

Wir gehen wieder aus von der ruhenden Zelle und denjenigen Zuständen in ihr, welche am häufigsten angetroffen werden. Wie schon früher von BELLONCI, HENNEGUY, KÖLLIKER, O. SCHULTZE beim Axolotl und VAN DER STRICHT beim Triton (*Tr. cristatus*) offenbar für Blastomeren in gleichen Stadien wie diese berichtet worden ist, liegen auch beim Ei des Triton *alpestris* im exquisiten Ruhestadium die Centrosphären an entgegengesetzten Polen des Kerns. Schon O. SCHULTZE hat darauf hingewiesen, daß es bei diesen großen Zellen leicht gelingt, „Verhältnisse, welche an anderen Zellen nur mit Immersionssystemen mehr oder weniger deutlich erkannt werden können, mit ca. 400-facher Vergrößerung klar zu übersehen“<sup>1)</sup>. Um so mehr histologische Feinheiten enthüllen sie, wenn man bei ihnen unsere besten Fixierungsmittel und stärksten Vergrößerungen anwendet. So kann namentlich der Kern dieser Blastomeren als eines der vorzüglichsten Objekte für histologische Kernstudien bezeichnet werden. Andererseits sind die Centrosomen durchaus nicht so leicht zu finden, wie bei Zellen älterer mehrschichtiger Blastulae, wenn auch dieselben Methoden angewendet werden. Einmal sind die Centrosomen der jüngeren Eier kleiner als die der älteren, und andererseits die Radiärfasern dicker als bei jenen. So kommt es leicht zu einer Verwechslung des Centrosoms mit optischen Querschnitten von Radiärfasern, von denen naturgemäß das Centrum der Sphäre wimmelt. Nur bei sorgfältiger Verfolgung der Radiärfasern nach dem Centrum stößt man schließlich auf das oder die Centrosomen und kann dann einer Täuschung dadurch vorbeugen, daß man sich von dem Vorhandensein des hellen Hofes um das Mikrocentrum (*zone médullaire*, VAN BENEDEN) überzeugt und das Verhalten der konzentrischen Ringe in Betracht zieht, die auch hier reichlich vorhanden sind<sup>2)</sup>.

1) O. SCHULTZE, Aus den Sitzber. der Würzb. Phys.-med. Ges., 1890, S. 15.

2) Aus diesen Schwierigkeiten erklärt es sich, daß manchmal die Mikrocentren nicht mit Bestimmtheit zu diagnostizieren sind. Für das Studium der Centrosomen sind also diese Stadien sehr ungeeignet. EISMOND (l. c.) hat dieselben in gleichaltrigen Eiern von *Siredon* und *Triton taeniatus* während jahrelanger Untersuchung mit „patientierten“ Mitteln nur 12 mal gefunden und glaubt, gestützt auf diese Mißerfolge, in den Centrosomen überhaupt zufällig kondensierte Partien des Protoplasmas, Dotter-, Pigment- oder Chromatinkörnchen zu erkennen.

Zahlenmäßige Angaben über die Größe dieser an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Gebilde vermag ich nicht zu liefern. So viel scheint mir jedoch aus diesem Mißverhältnis zwischen Größe der Polkörperchen und Dicke der Polstrahlen hervorzugehen, daß die Centrosomen nicht einfache Insertionsmittelpunkte der Radien oder Verschmelzungsprodukte von Mikrosomen sind. Wahrscheinlicher wäre es, anzunehmen, daß eine Beziehung zur Größe der Chromosomen besteht, die in unseren Stadien relativ kleiner als später sind.

Der Kern erscheint im wesentlichen rund, auch auf Querschnitten, er ist also kugelig. Doch zeigt diese Kugel Einschnürungen und Falten, welche meist an den den Polen benachbarten Flächen am stärksten entwickelt sind und den Eindruck erwecken, als ob die Radiärfasern aktiv durch Druckwirkung bei der Entstehung derselben beteiligt gewesen wären. In den Präparaten sind diese Dellenbildungen deutlicher als in den Zeichnungen, die nur einen Schnitt dieser durch viele Schnitte einer Serie hindurchgehenden Kerne darstellen, aber immerhin in Figg. 16 und 17 Dellen im Durchschnitt erkennen lassen. Seltener sind Einfaltungen der seitlichen Kernwand. (Eine solche weist Fig. 16 im Anschluß an die Poldelle auf.) Das Kerninnere ist von einem feinen, gleichmäßigen Maschenwerk ausgefüllt (Fig. 16), dessen Knotenpunkte bei minder feinen Schnitten und anderen ungünstigen Bedingungen allein sichtbar bleiben und als rote feine Körnchen erscheinen (Fig. 17). In den Wänden des Maschenwerks verlaufen unregelmäßig zerstreut rote Stränge, die, bald breiter, bald schmaler, deutlicher oder undeutlicher, unvollkommene Netzstrukturen darstellen. Teils in diesen Strängen, teils außerhalb in den feinen Maschen bemerkt man unregelmäßig geformte, dunkelgefärbte (blaurote bis blauschwarze) Brocken, die weitere Details nicht erkennen lassen: das Chromatin. Die Kernmembran ist ebenfalls dunkel gefärbt. Einem so ausgezeichneten Beobachter wie VAN DER STRICHT konnten diese Strukturen nicht entgehen. Er beschränkt sich auf die Bemerkung: „Dans les mailles du réticulum chromatique existe une substance intermédiaire achromatique, le plus souvent amorphe, sans structure. Dans certaines conditions cependant on constate la présence d'un suc nucléaire finement réticulé“<sup>1)</sup>, von dem er unentschieden läßt, ob es nicht ein Fällungsprodukt sei. Um zu-

1) l. c., S. 173.

nächst letzteren Einwand zu erörtern, so ist freilich in der Blastulahöhle in den Vertiefungen zwischen den kuppelförmig in sie vorragenden Zellenenden (Fig. 36, Taf. XVII) manchmal ein feines Maschenwerk zu beobachten, welches stellenweise ebenso fein wie das eben beschriebene und wohl nicht anders aufzufassen ist, als entstanden durch Ausfällung in dem Höhlensaft gelöster Bestandteile durch die Reagentien <sup>1)</sup>).

Während aber hier nur kleine Flocken in der großen Höhle sich finden und im übrigen das Lumen völlig frei ist, sind die großen Kerne ganz ausgefüllt mit diesen Massen, und nur in einigen sah ich runde und ovale Vakuolen, frei von dem Maschenwerk, in der Kernsubstanz liegen. Spricht nun schon die Form der Vakuolen für die flüssige Beschaffenheit letzterer, so glaube ich, hat die Vorstellung, daß wir es bei diesen Eiern mit einem schaumig gebauten Kerninhalt zu thun haben, geringere Schwierigkeiten, als die Annahme, es sei eine so konzentrierte Eiweißlösung vorhanden, daß die Ausfallsprodukte den ganzen von ihr eingenommenen Raum erfüllen könnten. Schließlich wird ja die Beobachtung am lebenden Objekt allein sicheren Aufschluß geben <sup>2)</sup>. Bei Protozoen sind Wabenstrukturen am lebenden Kern beobachtet (BÜTSCHLI, l. c., Taf. II, Fig. 7).

An anderen Objekten sind Strukturen im achromatischen Teil des Kerns am eingehendsten untersucht und beschrieben von M. HEIDENHAIN <sup>3)</sup> an Darmzellen von *Salamandra maculosa* und Leukocyten, Untersuchungen, die neuerdings <sup>4)</sup> ergänzt und erweitert wurden, und von REINKE <sup>5)</sup> gleichfalls an Geweben von Salamanderlarven. Während HEIDENHAIN den Kern sich aus achromatischen Fäden, Balken und Brocken aufbauen läßt, dem Linin, die von

---

1) BÜTSCHLI hat nachgewiesen, daß „geronnenes Eiweiß und Gelatine sehr schön und fein wabig strukturiert sind“. BÜTSCHLI, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, Leipzig 1892, S. 217.

2) Ein negativer Befund würde dabei freilich nichts entscheiden, da sicher im Leben zeitweise beobachtete Strukturen im Kern von *Euglypha alveolata* meist unsichtbar waren und erst durch die Fixierung nachgewiesen wurden. SCHEWIAKOFF, Über die karyokinetische Kernteilung der *Euglypha alveolata*, Morph. Jahrbuch, XIII, 1888, S. 193. Siehe auch FLEMMING, Über Unsichtbarkeit lebendiger Kernstrukturen, Anat. Anz., VII, S. 758.

3) Kern- und Protoplasma.

4) Neue Untersuchungen.

5) F. REINKE, Zellstudien I, Arch. f. mikr. Anat., 1894, S. 181, u. II, l. c.

Zwischenräumen getrennt sind und in welchen basi- und oxychromatische Kügelchen (Chromatin und Lanthanin) bald getrennt, bald vermischt eingelagert liegen, hat REINKE durch eine eigenartige Behandlung im Kern Strukturen dargestellt, die er selbst als Wabenstrukturen und als das Linin der Autoren anerkennt<sup>1)</sup>. Er unterscheidet ebenfalls zweierlei Kügelchen, Chromatin- und Ödematinkugeln (letztere im wesentlichen dem Lanthanin HEIDENHAIN's gleich), läßt dieselben aber nicht wie HEIDENHAIN Lininfäden eingelagert sein, sondern in den Wabenkammern der homogenen Lininmasse liegen.

Sucht man in den Kernen des Tritoneies nach Lanthanin- oder Ödematinkügelchen, so wird man nach der Farbenreaktion und Größe annehmen dürfen, dieselben in den Körnchen der Fig. 17 vor sich zu haben. Doch geht aus einem Vergleich mit Fig. 18 unmittelbar hervor, daß jene Kügelchen in diesen Kernen nichts anderes sind als die Knotenpunkte des Wabenwerkes. Von letzterem sind bei weniger günstigen Objekten meist nur die hin und wider verdickten Wabenwände mit eingelagertem Chromatin zu sehen, die, isoliert, unregelmäßig netzförmig erscheinen und von FRANK SCHWARZ Linin genannt worden sind. Zu diesem wäre also auch das feine Wabenwerk hinzuzurechnen, und die Kernsubstanz unserer Tritonzellen bestände aus einem wabig gebauten Linin (Nucleohyaloplasma STRASBURGER's) mit eingelagertem Chromatin, dessen Maschen von Kernsaft (Enchylema) erfüllt sind<sup>2)</sup>.

Wenn wir noch einen Augenblick bei den beiden Sphären dieser ruhenden Kerne verweilen, so ist hervorzuheben, daß wohl schlagender nirgends die Theorie von der interfilaren Lage des

---

1) l. c., S. 402.

2) Ich will ausdrücklich darauf hinweisen, daß durch diese Ausführungen über den Bau des Kerns meine frühere Darstellung über die rein fibrilläre Beschaffenheit der Radiärsysteme in keiner Weise alteriert wird. Ich kann mir sehr gut vorstellen, daß eine funktionell so hochgradig differenzierte Substanz wie das Plasma auch viel größere morphologische Differenzen aufweist, als man bisher anzunehmen geneigt ist. Ich glaube, daß die verschiedenen, sich scharf bekämpfenden Theorien über Plasmastrukturen dann zu einem Ausgleich kommen würden, wenn man prüft, welche Struktur des Plasma die primitivere ist und wie sich aus dieser die differenzierteren Strukturen ableiten lassen. Ebenso sehr wie ich glaube, daß in den Blastomeren von Triton alp. wabige und fädige Plasmastrukturen nebeneinander vorkommen, ebensowenig kann ich annehmen, daß das Plasma nur wabig oder nur fädig gebaut sei.



Kerns widerlegt wird als hier. Die Radiärfasern dringen kaum in die Dotterkrystalloide ein, wie dies die Figg. 16 und 17 getreu andern Bildern gegenüber, wo ich aus Mangel an Raum die Endausbreitungen weglassen mußte, darstellen; sie endigen sehr weit von der Zellmembran. Andererseits gehen besonders zahlreiche Fibrillen an die Kernmembran und heften sich hier als eine dichte Fasermasse an. An den Seitenwänden des Kernes trifft man oft Fibrillen, die der einen oder anderen Centrosphäre entstammen, oder solche von beiden, und im letzteren Fall beobachtet man auch Kreuzungen solcher Fasern. Ebenso oft aber — und das ist wichtig — sind diese fibres entrecroisées VAN DER STRICHT's nicht vorhanden.

Das erste Anzeichen der beginnenden Teilung ist das Auftreten von chromatischen Fäden im Kerne, die in feinen Spitzchen und Zacken im ganzen Bereich ihrer Oberfläche auf die Wege hindeuten, auf welchen das Chromatin ihnen zugewandert ist. Diese Fäden liegen in den Wänden des nach wie vor bestehenden Wabenwerkes und dabei zum großen Teil der Kernmembran ihrer ganzen Länge nach an. Viele durchziehen aber auch das Innere des Kernbläschens, um mit ihren Enden ebenfalls sich an die Membran anzulegen. Von einer besonderen Anordnung dieser Fäden ist nur so viel zu bemerken, daß eine der Verbindungslinie der beiden Polkörperchen parallele Lagerung oft sehr auffallend vorwiegt (Fig. 17, Taf. XV).

Die Polkörperchen verharren in ihrer entgegengesetzten Lage, auf welche, wie ich schon hervorhob, die Autoren von jeher ausdrücklich hingewiesen haben. VAN DER STRICHT hat dieselbe zum Ausgangspunkt besonderer Reflexionen gemacht. Nach seiner Beschreibung liegen die Chromatinfäden im Augenblick der Auflösung der Kernmembran sämtlich dieser angelagert, so daß es hier zu einem „rapport direct avec les fibrilles de la sphère attractive voisine, sans l'intermédiaire d'aucune masse filaire appartenant au noyau“ kommt <sup>1)</sup>. Andererseits müssen wir uns erinnern, daß VAN DER STRICHT bei dem Auseinanderweichen der Centrosphären fibres bipolaires und fibres entrecroisées unterscheidet und in ersteren eine Anlage der Spindel im Sinne der HERMANN'schen Figuren von der Spindelentwicklung der heterotypischen Kernteilung erblickt. Da im Sinne dieses Vergleichs die fibres bipolaires dasselbe wie die Centralspindelfasern der späteren ausgebildeten Spindel sind, so

---

1) l. c., S. 175.

müssen dieselben auch bei dieser Lagerung der Centrosomen zum Kern (Fig. 16, 17) irgendwo zu finden sein, und er sucht sie in den nach ihm regelmäßig zu beiden Seiten des Kerns sich kreuzenden Fibrillen vermisch mit den fibres entrecroisées, von denen er sie allerdings nicht unterscheiden konnte<sup>1)</sup>. Sie liegen also außerhalb des Kerns. So kommt VAN DER STRICHT dazu, in diesen Bildern beim Triton einen Beweis dafür zu erblicken, daß der ganze Fibrillenapparat der achromatischen Figur dem Protoplasma und nicht dem Kern entstammt<sup>2)</sup>. Andererseits ist aus dieser Anschauung direkt abzuleiten, daß die Centralspindelfasern, die doch später im Centrum der Spindelfigur liegen, von der Peripherie des Kerns nach Auflösung der Membran centralwärts gewandert sind.

Ähnliche Lagerungsverhältnisse zwischen ruhendem Kern und Centrosomen haben im Pflanzenreich durch STRASBURGER<sup>3)</sup> eine eingehende Beschreibung und Würdigung erfahren. Im Wandbeleg der Embryosäcke von *Galanthus nivalis* z. B. und in den Pollenmutterzellen von *Lilium bulbiferum* finden sich Kerne, bei denen an entgegengesetzten Seiten die Astrosphären liegen. Die Kernspindel bildet sich nun bald extranukleär so, daß der Kern in der Mitte der Spindel liegt. Das würde also der Anschauung VAN DER STRICHT's entsprechen. Doch sagt STRASBURGER: „Es handelte sich stets um einen abnormen Vorgang, da die Spindel normalerweise im Innern des Kerns hätte auftreten sollen“<sup>4)</sup>. Bei *Lilium* kommt diese Spindelbildung so zustande, daß nach Auflösung der Kernmembran an den beiden Polen „die Substanz, welche die Spindel bildet, . . von den beiden Kernpolen gegen die Kernmitte in Gestalt von Fasern vordringt, die sich zu fortlaufenden, von einem Pol zum anderen reichenden Fäden verbinden“<sup>5)</sup>.

Wie kommt nun bei den jungen Blastomeren des Tritoneies die Spindelbildung zustande? Fig. 21 giebt eine genaue Darstellung des auf Fig. 17 zunächst folgenden Stadiums. Während die Kernmembran besteht, treten innerhalb des Kernes Fasern auf, welche das ganze Kerninnere

1) l. c., S. 181.

2) l. c., S. 176, 178.

3) E. STRASBURGER, Histologische Beiträge, 1888, Heft 1, und: Zu dem jetzigen Stande der Kern- und Zellteilungsfragen, Anat. Anz., 1893, No. 6 u. 7.

4) Anat. Anz., S. 181.

5) Anat. Anz., S. 183.

durchsetzen und kontinuierliche Verbindung mit Fasern beider Astrosphären durch die Kernmembran hindurch besitzen. Bei so großen Gebilden wie diesen Kernen ist es sehr selten, daß der Schnitt, der naturgemäß dünn sein muß, gerade so fällt, daß Fasern auf lange Strecken hin verfolgt werden können. Immerhin sieht man in Fig. 21 ungefähr in der Mitte des Kerns eine grobe Faser, welche deutlich aus der einen Polstrahlung durch den Kern hindurch bis in die andere verfolgt werden kann. Die Zahl der von einer Sphäre in das Kerninnere hinein verfolgbaren Radien in der Figur ist eine sehr große. An den Stellen, wo die Fibrillen die Kernmembran durchsetzen, ist meist nichts Besonderes zu sehen; eine Unterbrechung der Kernmembran, von der es unentschieden bleiben muß, ob es sich nicht um ein Kunstprodukt (Messerartefakt) handelt, weist die Figur an zwei Stellen auf. Es wäre nur noch hervorzuheben, daß die Chromosomen dieselbe wesentlich axiale Lage, wie wir die Stellung parallel der Spindelachse nennen wollen, haben, gleich der im vorhergehenden Stadium, und ziemlich gleichmäßig über den Querschnitt des Kerns zerstreut liegen, im Centrum und Peripherie desselben, wie ein Blick auf eine solche (Fig. 27, Taf. XVI) lehrt. Es unterscheiden sich die Fasern innerhalb des Kerns von den außerhalb gelegenen Portionen (Fig. 21) derselben durch eine gröbere, stark körnige Beschaffenheit. Von dem oxychromatischen Wabenwerk des Kerns konnte ich in diesem Stadium nichts mehr bemerken, muß jedoch hervorheben, daß REINKE dies in späteren Stadien der Mitose im Darmepithel des Salamanders noch gefunden hat <sup>1)</sup>.

Aus diesem auffallenden Befund geht nun unmittelbar hervor, daß aus diesen Zellen nicht ohne weiteres der Beweis geschöpft werden kann für die Annahme, daß die achromatischen Fasern rein protoplasmatischer Herkunft seien <sup>2)</sup>. Denn sie entstehen ja zum teil innerhalb des Bezirks des Kerns. Auch besteht eine Differenz mit auf den ersten Blick ähnlichen Verhältnissen bei Pflanzen darin, daß die Fibrillen im Kerninnern auftreten, ehe die Kernmembran an den Polen aufgelöst ist. Und schließlich ist ganz sicher die Annahme widerlegt, daß die Centralspindelfasern anfangs außerhalb der Kernmembran schon von Pol zu Pol zogen, um erst nachträglich zwischen die Chromosomen ins Centrum der Spindel

---

1) l. c., Taf. XXIII, Fig. 1 zu Taf. XXIV.

2) vergl. S. 486.

zu rücken. Ich will mich vorläufig damit begnügen, auf diese zahlreichen Gegensätze mit früheren Untersuchungen und anderen Objekten hinzuweisen, und erst später versuchen, den Zusammenhang mit der uns von früher bekannten Spindelentwicklung bei Zellen älterer Blastulastadien aufzudecken.

Im weiteren Verlauf der Zellteilung tritt nun zunächst die uns schon bekannte Differenzierung unter den bis dahin nicht deutlich voneinander verschiedenen Fibrillen in dicke, körnige Stützfasern, Zugbändchen mit dickem, glattem Centalfaden und heller Hülle und feinste Zugfibrillen auf. Fig. 18, Taf. XV zeigt diese verschieden gestalteten Fasern und bei einigen Chromosomen deutlich die Ansatzpunkte der Zugbändchen und -fasern. Daß es sich auch in diesen Stadien in der That bei den verschiedenen Fasern um eine Stütz- und Zugfunktion handelt, soll zunächst eine genauere Betrachtung der Bewegungen innerhalb der Spindelfigur während der Metaphase lehren.

Wir müssen berücksichtigen, daß wir eine gemischtfasrige Spindel vor uns haben, nachdem die Kernmembran, von den Polen beginnend (VAN DER STRICHT und Fig. 18), sich aufgelöst hat. Chromosomen, Durchschnitte von allen Fasern zeigt der Querschnitt regellos zerstreut (Fig. 27), und von einer Sonderung in eine Centralspindel und einen Spindelmantel (getrenntfasrige Spindel) ist nichts vorhanden. Die Spindeln wachsen nun schnell und wenn auch aus der Länge der einzelnen Spindel wegen der schwankenden Größe derselben kein sicherer Rückschluß auf ihr Alter gestattet ist, so ergibt doch der Vergleich vieler Spindeln, daß mit wachsender Größe Umlagerungen in den chromatischen und achromatischen Systemen stattfinden, welche am deutlichsten ein Vergleich der Querschnitte (Fig. 27 mit Figg. 24, 26) überschauen läßt. Vom Beginn der Spindelbildung bis zum ausgebildeten Monaster nimmt die Spindellänge von ca. 0,06 mm bis ca. 0,1—0,12 mm zu.

Die Querschnitte lehren, daß die Chromosomen sich aus der Peripherie zurückgezogen haben und mehr in das Centrum der Spindel verlagert worden sind. Sie sind von sehr kleinen, hellen Höfen umgeben und im übrigen von einem dichten Gewirr von Faserquerschnitten und mit diesen vermischten Körnchen, die immer nur im einzelnen durch eine genaue Untersuchung mit Verschiebung der Tubuseinstellung unterschieden werden können und in der Zeichnung äußerst schwierig wiederzugeben sind. Zieht man nun Schrägschnitte von Spindeln zu Rate und wählt solche

aus, in welchen der Schnitt gerade den einen Spindelpol und die äußersten Chromosomen von der Äquatorialplatte abgehoben hat, so sieht man über den Chromosomen bei hoher Tubuseinstellung, also in der Spindel außerhalb der Chromosomen gelegene dunkle Fasern in weitaus vorwiegender Zahl. Zwischen ihnen liegen feinere Fibrillen (Fig. 22 a). Betrachtet man denselben Schnitt von der anderen Seite <sup>1)</sup>, also vom Spindelinnern aus (Fig. 22 b), so wiegen die doppelt konturierten Fasern vor, vermischt freilich mit groben und feinen, glatten und mikrosomal gebauten Fäserchen. Die ganze Spindelfigur ist auf dem Querschnitt nicht rund, sondern unregelmäßig gestaltet, bald mehr eckig (Fig. 26), bald in die Länge gezogen (Fig. 24), immer aber ohne einen bestimmt begrenzten Kontur.

Fassen wir diese auf verschiedenen Schnitten gewonnenen Anschauungen über den Bau des ausgebildeten Monasters zu einem einheitlichen Bild zusammen, so stellt er sich, schematisiert gedacht, als eine Spindel mit einem Central- und Mantelteil dar. Das Centrum nehmen die Chromosomen mit ihren Bändchen und Fäserchen, den Mantel die Pol mit Pol verbindenden Fasern ein (Fig. 40, Taf. XVII). Gerade umgekehrt, wie bei den uns bekannten Spindeln (ältere Triton-Blastulae und -Gastrulae und Salamanderhoden), sind also die Polverbindungen, dort Centralspindelfasern, zu Mantelfasern, die Zugfasern, dort Mantelfasern, zu Centralfasern geworden.

Nehmen wir an, daß in der gemischtfasrigen Spindel, wie sie uns vorliegt, die Chromosomen leichter zwischen den Pol mit Pol verbindenden Fasern sich hindurchzwängen können, als ihnen das Eindringen in eine ausgebildete, fest geschlossene Centralspindel wird, so ergibt sich die Umkehrung der Verhältnisse und die Ausbildung einer Mantelspindel statt einer Centralspindel ganz ungezwungen. Es werden, dem Zug der Zugbändchen und -fäserchen folgend, die Chromosomen möglichst der Spindelachse sich zu nähern suchen und ganz wie bei *Ascaris* in der Äquatorialebene sich anordnen. Die Stützfäsern aber werden, anfangs dicht um die Chromosomen gruppiert, um so mehr in die Peripherie der Äquatorialebene ausweichen, je stärker die Zugwirkung auf die Pole bei zunehmendem Spindelwachstum wird, gerade so, wie dies die Centralspindelfasern beim anderen Typus thun (vergl. DRÜNER, Fig. 29, 34). Hier wie dort

---

1) Ich bediente mich dazu des RABL'schen Objektträgers. RABL, Über Zellteilung, *Morph. Jahr.*, Bd. X, 1885, S. 218.

wird dabei die Spindel dicker, bauchiger, verliert aber den reinen Spindelkontur und wird, wie dies der Querschnitt zeigt, mehr oder minder zerfasert auf ihrer Oberfläche (Fig. 24, 26, Taf. XVI, Schema 40, Taf. XVII).

Doch verläuft der ganze Vorgang nicht so schematisch, wie wir es der Anschaulichkeit wegen darstellten. Fig. 24 und 26 zeigen, daß eine deutlich getrenntfaserige Spindel nicht besteht, und wenn man auch schließlich mit demselben Recht, mit dem wir bei Spindeln mit einem Querschnitt nach Art der Fig. 5, Taf. XIII von einer Centralspindel sprachen, hier von einer peripheren oder Mantelspindel reden können, so bedürfen diese Bilder doch noch einer genaueren Betrachtung. Es werden unter den durch den Druck von den Polen her sich auseinander spreizenden Spindelfasern diejenigen die beste Stütze geben, welche in der Richtung liegen, die die Pole, allein dem Zug der Zugfasern folgend, einschlagen würden. Dieses von DRÜNER für die Spindelanlage in Form des Druckbogens beim Salamanderhoden zuerst angewandte mechanische Prinzip gilt ebenso für den Monaster und ergibt für unseren Fall, daß die den Zugbändchen zunächst gelegenen Stützfasern, d. h. die am wenigsten gespreizten, zu innerst in der Spindel liegenden, die funktionell tüchtigsten sind. Nach dem Prinzip der funktionellen Anpassung werden sie vor allem die Stütze für die Pole bilden, während die peripher gelegenen Fasern in gleichem Maß außer Funktion gesetzt, einer regressiven Metamorphose verfallen. Es treten bei ihnen Kontinuitätstrennungen auf wie in Fig. 22 a, die unterhalb der von Pol zu Pol durchlaufenden Fasern noch Querschnitte von solchen zeigt, welche den einen Pol nicht mehr erreichen; sie verschieben sich beliebig in der äußeren Einflüssen zugänglichen Spindelperipherie und geben dieser das eigentümliche zerfaserte und unregelmäßige Aussehen (Fig. 24 und 26), und schließlich treten grobe Körnchenbildungen in ihrem Bereich auf, die in der funktionierenden Spindelfigur fehlen. Ihre begünstigten Konkurrenten, die funktionierenden Stützfasern, liegen in nächster Nähe der Chromosomen, zwischen diesen und peripher von ihnen (Fig. 24 und 26) und lassen von der ursprünglichen Kernhöhle um jedes Chromosom nur einen minimalen Raum frei. So besteht denn die Folgewirkung des zunehmenden Zuges und Druckes bei zunehmendem Spindelwachstum hauptsächlich in einer Verlagerung der Chromosomen mit ihren Zugfibrillen ins Centrum der Spindelfigur, einer Verschiebung der Stützfasern peripherewärts. Die Spindel wird nicht erheblich dicker, bauchiger (vergl. Fig. 19 mit

Fig. 22c), da die Chromosomen dieser Stadien im Vergleich zu denen älterer nicht größer, die Stütz- und Zugorgane aber bedeutend mächtiger entwickelt sind; die aufgewandte Spannung wird der Ausbildung des mechanischen Apparats entsprechend geringer als in späteren Stadien sein. Es fehlt wahrscheinlich eine sekundäre Verkürzung der Spindel ganz, das Spindelwachstum ist ein kontinuierliches.

Beginnt nun die Metakinese, so bleibt die zentrale Lage der Chromosomen bestehen, und außer den zwischen ihnen gelegenen Stützfasern besteht ein peripherer Kranz von solchen bis zu dem Stadium, wo die Tochterelemente die Pole erreicht haben (vergl. Fig. 15, Taf. XIV).

Betrachten wir noch das Verhalten der Chromosomen während der Metaphase genauer. Wenn ich eine der Spindelachse parallele Lage derselben mit axial bezeichne und die Einlagerung in die Äquatorialebene, also senkrecht zur axialen, mit äquatorial, so erwähnte ich bereits, daß bis zur Auflösung der Kernmembran die chromatischen Fäden vorwiegend axial liegen. Dies ändert sich mit dem Beginn des Schwundes der Kernmembran, und während Fig. 18, Taf. XV, in welcher noch zahlreiche Reste der Membran, namentlich seitlich, zu bemerken sind, schon eine Reihe der Chromatinfäden äquatorial liegend zeigt, ist die äquatoriale Lage in etwas älteren Spindeln (Fig. 19) nahezu bei allen Schleifen die vorherrschende. Die Chromosomen haben C-, S-,  $\infty$ - oder ähnliche Formen und nur die kürzeren Schenkel dieser Figuren haben axiale oder irgendwelche Zwischenlage.

Rücken nun die Chromosomen weiter centralwärts ins Innere der Spindel, so tritt abermals eine Umlagerung ein, indem die äquatoriale Lage in eine mehr oder minder schwach ausgeprägte axiale zurückkehrt. Die c und s Formen der Schleifen sind erhalten, aber ganz in die Länge gestreckt, so daß jetzt die kürzeren Schenkel äquatorial oder in Zwischenstellungen liegen. Der Spindelquerschnitt zeigt infolgedessen nur Querschnitte von Chromosomen (vergl. Fig. 24 und 26, Taf. XVI) und lehrt zugleich, dass in diesem Stadium die Spaltung der Chromosomen auftritt, die in der bekannten Weise verläuft. Unmittelbar nach der Spaltung weichen die Tochterelemente auseinander und kehren nun während der Metakinese dem Pol den Schleifenwinkel, der Äquatorialebene die Schleifenenden zu, in axialer Stellung (vergl. Fig. 15, Taf. XIV).

Ein ähnliches Verhalten der Chromosomen wie das geschilderte ist bereits bei Pflanzen durch die wertvollen Untersuchungen

STRASBURGER's<sup>1)</sup>, durch HEUSER und bei Protozoen (*Euglypha alveolata*) durch die vorzügliche Arbeit SCHEWIAKOFF's<sup>2)</sup> festgestellt worden. Es finden sich bei diesen Objekten dieselben C-, S- und  $\infty$ -Formen, und SCHEWIAKOFF erwähnt ausdrücklich, daß alle die Schleifen, welche derartige Gestalt zeigen, dem Centrum der Spindel genähert sind. Sein Schema, das ich in Fig. 32, Taf. XVII, wiederhole, stellt von den in zwei konzentrischen Kreisen geordneten chromatischen Elementen der *Euglypha alveolata* nur solche dar, welche zu dem oberen Pol gehören und zwar von dem äußeren Kreis eine, vom inneren zwei, von welch letzteren jede eine der beiden Schleifenformen repräsentiert. Die Tochterelemente haben sich bereits etwas voneinander entfernt. In Schema 31 habe ich die Schleifenbildung bei Zellen der Tritongastrula und des Salamanderhodens und in Schema 33 das Verhalten der Schleifen in Zellen der einschichtigen Tritonblastula im entsprechenden Stadium schematisch dargestellt. Es erhellt sofort, dass bei *Euglypha* analoge Anordnungen mit beiden von uns näher untersuchten Typen der Gestalt der Schleifen vorliegen, die uns den Übergang zeigen und den Weg weisen, auf dem die eine Schleifenform in die andere umgebildet worden ist. Nur diejenigen Schleifen, welche dem äußeren Kreis bei *Euglypha* angehören, also ausschließlich die peripheren Schleifen, folgen wie die ausschließlich peripher gelagerten Schleifen des Schema 31 dem Kommando: Winkel gegen den Pol, Schenkel gegen den Aequator gerichtet. Nur die Schleifen der centralen Reihe haben S- und C-Form, gerade so wie die ausschließlich central gelegenen Schleifen des Schema 33. Wenn wir nun wissen, daß die centrale Verlagerung der Schleifen mit einem tieferen Eindringen zwischen die achromatischen Spindelfasern einhergeht (siehe oben S. 472), so erklärt sich die Gestaltsveränderung leicht als eine Anpassung an die Form der achromatischen Spindel. Die Chromosomen werden um so leichter zwischen die starren, gespannten Druckfasern eindringen, je geringer die Oberfläche ist, welche sie diesen Fasern entgegensetzen. Die geringste Oberfläche bieten sie ihnen dann, wenn sie sich möglichst genau in die Richtung der Stützfasern einstellen, also axial.

1) E. STRASBURGER, Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXI, Heft 1, 1882, und Die Kontroversen der indirekten Kernteilung, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII, 1884, S. 246.

2) SCHEWIAKOFF, l. c.



Die weitere Frage wäre die: wie wird den Chromosomen dieser Wechsel der Gestalt und der Einstellung ermöglicht? Sie sind durch Zugbändchen und -fasern mit beiden Polen verbunden; nur diese können es sein, welche primäre Veränderungen erleiden, und erst durch den veränderten Zugmechanismus wird eine Änderung der Schleifenform und -stellung möglich und verständlich.

Die Zugbändchen sind während der ganzen Metaphase zu beobachten. Die Zugfäserchen dagegen sind zur Zeit der zweiten axialen Einstellungsperiode nur noch ausnahmsweise (Fig. 22 b) zu sehen. Wären sie noch als Zugmechanismen in Funktion, so wäre eine axiale Einstellung der Chromosomen unmöglich. Denn wir haben schon früher darauf hingewiesen, daß mit ihrer Zugwirkung eine Einstellung des Chromosoms seiner ganzen Länge nach in die Äquatorialebene unumgänglich verbunden ist (BOVERI). Die axiale Stellung ist die denkbar entgegengesetzteste, folglich müssen die Zugfäserchen in diesem Stadium der Spindelentwicklung bereits einer regressiven Metamorphose verfallen sein. Wir haben also zu konstatieren, daß diese jungen Stadien der Tritonblastula in dem Verhalten der Kontraktionsfäserchen ein gerade so sekundär verändertes Verhalten zeigen gegenüber weit älteren Stadien der Tritonblastula wie Zellen der Gastrula gegenüber diesen. Das primitive Verhalten, intakten Bestand sämtlicher Zugfasern bis zum Beginn der Metakinese, weisen nur die Zellen alter Blastulae auf, eine durchgeführte Differenzierung zu Gunsten der höher organisierten Zugbändchen gleicherweise ältere und jüngere Stadien, Gastrulae und junge Blastulae. Die zarten Zugfäserchen werden in beiden letzteren in der Cytogenese noch angelegt wie andere rudimentäre Organe, ohne aber eine deutliche Funktion auszuüben.

Fragen wir noch, wie C-, S- und ähnliche Formen der Chromosomen zustande kommen, so ist dies nur so erklärbar, daß die Zugbändchen nicht wie bei den  $\Omega$ -Formen der älteren Zellen und des äußeren Kreises der Euglyphaspindel einander gerade gegenüber an den entgegengesetzten Rändern der Chromatinschleifen inserieren, sondern daß die Ansatzpunkte gegeneinander verschoben sind. Es gelang mir bei der Schwierigkeit, genau die Insertionspunkte zu erkennen, nicht, am Objekt dies direkt zu beobachten. Ich kann mir aber nicht anders denken, als daß die Zugbändchen jedesmal an der dem Pol zunächst gelegenen Umbiegungsstelle der Schleifen inserieren, wie dies die Schemata

zum Ausdruck bringen. Ob die Insertionspunkte primär direkt einander gegenüber gelegen und erst nachträglich sich gegeneinander verschoben haben, oder ob aus den zahlreichen, dem ganzen Rand der Chromosomen ursprünglich anhaftenden Zugfasern (Ascaris) im einen Falle direkt entgegengesetzte, im anderen schräg gegenüberliegende Fasern sich zu Zugbändchen entwickelt haben, dürfte nach dem vorliegenden Materiale kaum zu entscheiden sein. Nach SCHEWIAKOFF's Darstellung wäre bei *Euglypha* das erstere Verhalten vorhanden, denn die S- und C-Formen sollen in einem früheren Stadium der Kernteilung  $\Omega$ -Gestalt besitzen<sup>1)</sup>. In unseren Tritonstadien verlangt die anfangs, nach Auflösung der Kernmembran, vorwiegend äquatoriale Lage der Chromosomen entweder die Annahme einer Wanderung der Insertionspunkte<sup>2)</sup> oder einer zu dieser Zeit noch stattfindenden Funktion der Zugfäserchen. Auch das Vorwiegen der  $\Omega$ -Form während der Metakinese (Fig. 15, Taf. XIV, Fig. 20, Taf. XV) macht die Umgestaltung des Zugmechanismus wahrscheinlich. Doch sind das Überlegungen zu hypothetischer Natur, als daß sie, wie mir scheint, ohne weitere Untersuchungen eine wirkliche Lösung der Frage herbeiführen könnten.

Sind die Tochterelemente am Pol angelangt, so beginnt die Anaphase, die bei anderen Amphibien schon früher beschrieben worden ist (KÖLLIKER) und auch von VAN DER STRICHT für den Triton genauer geschildert wird. Letzterer glaubt, daß dem Stadium, in welchem an jedem Pol eine Anzahl kleiner Bläschen gefunden wird (Fig. 10, Taf. XIV), ein anderes vorausgeht, in welchem die Schleifen mit den freien Enden verschmelzen und die Wände der Bläschen bilden, „englobant en même temps un suc clair intermédiaire. Dans ce cas, le suc nucléaire ne devrait point son origine à la substance chromatique, mais au suc, de provenance nucléaire, imprégnant la figure achromatique“<sup>3)</sup>. Ich habe auf Spindellängsschnitten Bilder gesehen, in denen gerade die Schleifenenden verschmolzen zu sein schienen, während andere Chromosomen in derselben Spindel noch unverändert waren, und

1) l. c., S. 233.

2) Diese Wanderung wäre so denkbar, wie die Verschiebung der Insertion der Muskeln durch Apposition neuer Elemente (von Zugfäserchen) auf der fortschreitenden und Reduktion der alten auf der anderen Seite. Am Ende der Wanderung wären die Zugbändchen den ursprünglichen nicht homolog, sondern homodynam (FÜRBRINGER).

3) S. 179, l. c.

kann daher die Ansicht VAN DER STRICHT's bestätigen (vergl. seine Figur 14). Doch scheint es mir wahrscheinlich, daß jedesmal mehrere Schleifen die Wand eines Bläschens bilden. Denn auf Querschnitten durch eine Spindel, deren einer Pol die Tochter-schleifen meist unverändert zeigte, während der andere nur Bläschen aufwies, war die Zahl letzterer jedenfalls weit geringer als die Zahl der Chromosomen (Fig. 10). Diese schätze ich auf annähernd 24.

Während der Anaphase geht die Polstrahlung Veränderungen ein, die uns veranlassen, einen Blick auf deren Entwicklung zu werfen. In der ruhenden Zelle verließen wir die Pole, die an entgegengesetzten Seiten des Kerns lagen, umgeben von einer sehr schwach entwickelten Astrosphäre, deren Radien nur sehr wenig tief in den Dotter eindringen (Fig. 16, Taf. XIV). Dasselbe Bild zeigt die Polstrahlung im ganzen Monasterstadium, in welchem als neues Moment nur die Verdoppelung des Centrosoms (Fig. 23, Taf. XVI) hinzutritt. Ich kann VAN DER STRICHT, der das dichte Gefüge dieser Polsonnen richtig beschreibt, jedoch nicht bestimmen, wenn es sagt: „à ce moment, les sphères dérivées ont acquis le degré de développement.“ Die Höhe der Entwicklung folgt vielmehr erst während der Anaphase. Denn dann wachsen die Radiärfasern nach allen Richtungen hin in das Zellplasma hinein, schieben die Dotterkrystalloide in subradiäre Stellung und erreichen manchmal sogar die Zellmembran. Die Centrosomen rücken gleichzeitig auseinander. Sie gehen dabei manchmal ähnliche Veränderungen ein, wie sie BOVERI für *Ascaris* im gleichen Stadium (Prophase) beschrieben hat. Man sieht im Centrum jedes Radiärsystems eine helle Kugel und in dieser ein winziges, kaum sichtbares Pünktchen (vergl. Fig. 20, Taf. XV)<sup>1)</sup>.

---

1) Im gleichen Stadium bei etwas älteren Eiern sah ich im Innern der Sphäre häufig ein unregelmäßig gestaltetes Scheibchen, in welchem ein Körnchen nicht zu entdecken war oder als feines Pünktchen sich fand. Diese Bilder sehen auf den ersten Blick wie Artefakte aus, doch fand ich manchmal über und unter der scheinbaren Höhle unveränderte Teile der Sphären liegen, so daß das Messer das Centrosom nicht erreicht haben konnte. Veränderungen des Centrosoms sind auch von VAN DER STRICHT bei Knorpelzellen (l. c.) und HACKER (Über die Bedeutung der Centrosomen, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII, S. 311) beim Winterei von *Sida crystallina* beschrieben worden.

Nachdem wir so bis zu einem Stadium gelangt sind, in welchem an jedem Pol eine Reihe von Kernbläschen und zwei bereits auseinandergewichene Centrosphären sich befinden, bedarf es nur eines kurzen Schrittes, um zu unserem Ausgangspunkt, der ruhenden Zelle, zurückzukehren. Die Zelle teilt sich durch Einschnürung der seitlichen Zellwand, soweit ich dies beobachten konnte, und die Kernbläschen jeder Tochterzelle verschmelzen zu einem einheitlichen Kern. Wie gelangen nun aber die Centrosphären an die entgegengesetzten Seiten dieses Kerns, eine Lage, die wir als die gewöhnliche in der ruhenden Zelle schilderten? Wie die Centrosomen mit und infolge ihrer Sphären auseinanderweichen, haben wir früher ausführlich auseinandergesetzt. Die mechanischen Verhältnisse sind hier dieselben. Aus dem Wachstum der Sphären allein und dem Druck, den sie durch das Aufeinanderprallen ihrer Radiärsysteme gegeneinander ausüben, ist aber nur eine Bewegung in der Verbindungslinie der Centrosomen denkbar, und eine Abweichung von dieser geraden Linie, eine Abscherung, kann nur dann erfolgen, wenn äußere Kräfte hinzutreten.

Es wäre möglich, daß wie bei Salamander- und Ascaris-eizellen <sup>1)</sup> die Radien in der Zellmembran eine Stütze fänden und der Druck solcher zwischen Centrosom und Zellwand gelegenen Fasern die Abscherung bewirkte <sup>2)</sup>. Sind solche Fasern nachweisbar? Während der Anaphase reichen die Radien hin und wieder bis an die Zellwand heran, und eine Beziehung zwischen beiden wäre möglich; doch davon später. In dieser Zeit weichen die Centrosomen in gerader Linie auseinander. Später, wenn sie an beiden Polen des Kerns liegen, sind jedoch diese Fasern verschwunden, die Polsonne ist äußerst reduziert. Die Peripherie der Centrosphäre ist einer regressiven Metamorphose verfallen und nur der centrale Teil bleibt im Monasterstadium erhalten. Es scheint mir dies dadurch bewiesen zu werden, daß die konzentrischen Kreise in derselben Ausbildung wie während der Anaphase (vergl. Fig. 20 mit Fig. 23) erhalten bleiben. Handelte es sich um eine Verkürzung der Radien durch Kontraktion der ganzen Systeme, so würde man die konzentrischen Kreise entsprechend verkleinert finden. Der Schwund der Sphären-

---

1) DRÜNER, l. c., S. 324.

2) Die Pole müßten schließlich in den Mittelpunkten der Zellhälften anlangen. Dies ist nicht der Fall. Unerklärt bliebe ferner, warum sie schließlich immer an entgegengesetzten Polen des Kerns liegen.

peripherie war bei den ruhenden Zellen in diesen Stadien regelmäßig eingetreten. Ein Druck von der Zellwand aus kann also wohl nicht für die Abscherung herangezogen werden.

Ich fand nun, daß nicht alle ruhenden Kerne kugelig gestaltet sind. Man sieht hin und wieder längliche, wurstförmige Kerne (Fig. 13, Taf. XIV), welche sich in ihrer inneren Struktur von den anderen nicht unterscheiden, und die deshalb erst ganz vor kurzem entstanden sein können, weil die Tochterzellen noch nicht getrennt sind. Die Centrosomen sind weit auseinandergerückt, liegen aber an einer Seite des Kerns, nahe seinen Enden und haben eine ebenso reduzierte Strahlung wie die Sphären der kugeligen Kerne. Manche dieser Kerne sind scheibenförmig und weisen in der Mitte eine Durchbrechung auf (Fig. 14). Der Ring ist so orientiert, daß die Durchbohrung in der Richtung der Spindelachse der Mutterzelle liegt, und da in dem Loch und nach der Seite der Zellscheidewand zu zahlreiche körnige Massen auffindbar waren, ist hier wie bei den von MEYES<sup>1)</sup> beim Salamander beschriebenen Ringkernen die Spindel der Mutterzelle für die Entstehung des Kernloches verantwortlich zu machen. Bei diesen Kernen und anderen, die auch Scheibenform besitzen, aber auf dem Querschnitt wetzsteinartig (Fig. 28 links, Taf. XVII) aussehen, ist manchmal ein Centrosom nicht mehr an der Seite, sondern am Rande der Kernscheibe gelagert. Schließlich fand ich zwischen der Wetzsteinform und der ausgebildeten Kugel eine Anzahl Zwischenformen. Ich stehe nicht an, alle diese verschiedenen Kernformen, die sich in eine kontinuierliche Reihe einordnen, für Entwicklungsstadien der Ausbildung des Kerns zu halten und zu glauben, daß während der „Zellruhe“ der Kern von einem wurstförmigen zu einem kugligen Gebilde anschwillt. Ob diese ganze Entwicklungsreihe regelmäßig durchlaufen wird oder ob nicht manchmal oder häufig einige dieser Formen in der Cytogenese übersprungen werden, will ich nicht weiter untersuchen: genug, die Übergangsstadien sind noch erhalten. Andererseits reihe ich unbedenklich die Ringform in die progressive Reihe ein trotz des Protestes von VOM RATH, welcher glaubt, daß Ringkerne einer Mitose nicht mehr fähig sind<sup>2)</sup>. In den älteren Blastulae sind Ringkerne so häufig,

---

1) F. MEYES, Über eine Art der Entstehung ringförmiger Kerne, In.-Diss. Kiel 1893.

2) O. vom RATH, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*, II. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1894, S. 141.

oft geradezu fast ausschließlich in ganzen Teilen des Eies vorhanden, daß man wohl kaum über diese das Todesurteil aussprechen darf<sup>1)</sup>.

In der Volumsänderung des Kerns müssen wir also das Moment erkennen, welches hauptsächlich die Verlagerung der Centrosomen an entgegengesetzte Pole veranlaßt. Der Kern schiebt sich zwischen und in die Sphären hinein und repräsentiert die äußere Kraft, die zu den Kräften der Centrosphären hinzukommen muß, um die Abscherung zu ermöglichen.

Anschwellungen des Kerns sind von älteren und neueren Beobachtern häufig beschrieben. Wir müssen aber bei einem Vergleich alle jene Fälle ausscheiden, in denen die Vergrößerung im Beginn der Mitose, nach Auflösung der Kernmembran, auftritt. Denn hier kann durch Druckwirkung der Polstrahlen, wie sie bei der heterotypischen Kernteilung im Salamanderhoden stattfindet, die Kernhöhle vergrößert sein. Aber auch bei erhaltener Membran ist beim noch ruhenden Kern vor Beginn der Mitose eine Anschwellung beobachtet worden und zwar von SCHEWIAKOFF an der lebenden *Euglypha alveolata*<sup>2)</sup>.

Es bliebe noch übrig zu untersuchen, ob sich für die Entstehung der langen, wurstförmigen Kerne aus den Kernbläschen am Tochterpol eine Erklärung finden ließe. Ich sah in einer Spindel am Ende der Metakinese die Pole schon weit auseinandergerückt. Die Anaphase war noch nicht eingetreten, die Tochter Schleifen wiesen aber beiderseits eine eigentümliche, nach dem Pol zu divergente, fächerförmige Anordnung auf und lagen in einer Ebene, die durch die Spindelachse und die beiden Centrosomen gelegt werden kann (Fig. 20, Taf. XV). Hier war aus irgend einem Grund die Umwandlung in die Kernbläschen verzögert, und die Chromosomen hatten sich, da jedes nach der Trennung der Centrosomen mit jedem der letzteren verbunden sein muß und nach jedem gleichmäßig gezogen wird, so gerichtet, daß sie den beiden Centrosomen möglichst nahe rücken konnten, ohne daran durch die zu dieser Zeit außerordentlich dicht entwickelten und nach allen Seiten hin ausstrahlenden Polradialen gehindert zu sein. Ihre Anordnung, parallel der Verbindungslinie der Centrosomen und in der Richtung der von den Polen aus in der oben kon-

1) Vergl. auch hierüber FLEMING, Zelle, l. c. Erg. d. Anat., 1894, S. 124.

2) l. c.

struierten Symmetrieebene verlaufenden Radien ist aber die denkbar günstigste für den Fall, daß eine gleichzeitige Verbindung mit jedem Pol das Centrosom in die Mitte der Verbindungslinie beider zu dirigieren, starre Fasern von jedem Pol es in der Richtung auf einen Pol zu lenken suchen. Dieselbe Stelle wie diese Chromosomen nimmt aber der junge Kern ein, und seine Entstehung dürfte derselben Ursache entspringen. Gewöhnlich erfolgt die Umlagerung während der Verschmelzung der Kernbläschen.

Eine genaue Untersuchung des Ablaufs der Zellteilung bei der einschichtigen Gastrula hat nun eine Reihe auffallender Abweichungen von dem Typus der Zellteilung bei älteren Eiern ergeben, die vorläufig unvermittelt neben diesem stehen. Beide Typen in Verbindung zu setzen und aus den Unterschieden Rückschlüsse auf das Wachstum des Eies zu machen, sollen die folgenden Abschnitte versuchen.

---

### **Die Ontogenie der Spindelentwicklung beim Tritonei und ihr Verhalten zur Phylogenie des Spindelmechanismus.**

Es ist seit langem eine Streitfrage, ob die Spindel der Kernteilungsfigur ganz oder zum teil dem Protoplasma oder dem Kern der Zelle entstammt. Bei den Blastomeren des Triton alpestris fanden wir nun in verschiedenen Stadien einmal die Spindel zum größten Teil im Protoplasma entstehen, ein anderes Mal mit einem wichtigen Abschnitt im Kern auftauchen. Wäre die Ontogenie eine unveränderte Wiederholung der Palingenie, so müßte man aus diesem Befunde den Schluß ziehen, daß die Entstehung im Kern als die ontogenetisch jüngere auch in der Phylogenie zuerst aufgetreten sei und erst nachträglich eine Verlagerung des Entstehungsortes in das Protoplasma stattgefunden habe.

Doch prüfen wir, ob nicht Cänogenien gerade in den jüngsten Stadien vorliegen.

Erst die Kenntnis von Zwischenformen zwischen den beiden Typen wird uns den Zusammenhang genau erkennen lassen und zeigen, ob der Gang der phylogenetischen Entwicklung vom Jüngeren zum Älteren oder umgekehrt führt. Deshalb ist es wichtig, daß man in mehrschichtigen Blastulae mit relativ großen

Zellen (bei 10-facher Vergrößerung von etwa Stecknadelkopfgröße) am animalen Pol Spindeln trifft, die manches Auffallende bieten. In solchen Eiern weisen die Spindelquerschnitte oft ovale Form auf, und zwar ist dieselbe auch dann noch deutlich, wenn die Spindelachse in der durch den Querdurchmesser des Ovals gelegten Ebene etwas schief steht. Neben diesen Spindelquerschnitten bemerkt man dann Querschnitte von Fasern, die mit granulierten Plasmateilen vermengt sind. Manchmal nehmen diese Faserquerschnitte einen größeren Raum ein und sind durch verschiedene Schnitte hindurch zu verfolgen. So habe ich in Fig. 9, Taf. XIV von einer Querschnittsserie durch eine Spindel die Hälfte der Schnitte dargestellt. Dieselben reichen bis zur Kernmitte; der auf Fig. 9 d folgende Schnitt würde eine Wiederholung dieser Figur darbieten und die weiteren in umgekehrter Reihenfolge die Figg. a, b und c. Nach unseren früheren Auseinandersetzungen handelt es sich hier um eine exquisit getrenntfaserige Spindel. Die Peripherie nehmen Fasern ein, von grobem Querschnitt, welche von Pol zu Pol zu verfolgen sind. Im Centrum verlaufen feinere Fibrillen, welche über und unter den Chromosomen in eine dunkel gefärbte Schicht von unregelmäßigen Brocken übergehen und in der Kernhöhle dicker als außerhalb derselben sind. Letzteres Verhalten ist uns von jüngeren Blastulazellen her (Fig. 21, Taf. XV) bekannt. Von der Kernmembran sind wohl nur Fetzen erhalten, die den inneren Fasern anhängen. An den Seiten des Kerns ist von ihr nichts Deutliches mehr zu sehen. Die Chromosomen liegen regellos zerstreut in der Kernhöhle.

Auffallend ist nun besonders, daß die Mantel- oder periphere Spindel nur in der Nähe der Pole die Centralfasern umschließt, aber auch hier nach einer, und zwar derselben Seite stärker entwickelt ist, während nach der Mitte zu, in der Höhe des Kerns, diese Spindel an einer Seite aufgespalten ist und klappt. Es handelt sich also hier um eine Mantelspindel von Nachenform (vergl. Schema Fig. 34 und 41, Taf. XVII), die sich von der früher erwähnten nachenartigen Spindelanlage bei älteren Zellen dadurch unterscheidet, daß sie dem Kern nicht die konvexe, sondern konkave Seite zuwendet, in welche er samt den centralen Fasern eingebettet ist.

Vergegenwärtigen wir uns den Beginn der Spindelanlage Sobald auf die Centrosomen von den Zugbändchen her ein Zug ausgeübt wird, legen sich Stützfasern in der Richtung an, in welcher die Centrosomen, dem Zug der Bändchen fol-



gend, ausweichen würden. Nachdem so eine Stütze der Pole gebildet, ist erst eine Zugwirkung auf den Kern möglich. Aber wann hat sie Erfolg? Wenn die Zugkraft stärker ist als das Beharrungsvermögen des Kerns. Ist jedoch ein Mißverhältnis zwischen der Ausbildung der Zugmechanismen und der Größe des Kerns zu Ungunsten der ersteren vorhanden, dann bleibt — wie in den Hodenzellen des Salamanders und älteren Tritonzellen — nichts anderes übrig, falls überhaupt die Energie der Lage in Energie der Bewegung übergeführt wird, als eine Auflösung der Kernmembran und Transport der einzelnen Kernbestandteile, der Chromosomen, nach Maßgabe der ziehenden Kräfte (Schema 35).

Ist jedoch die Masse des Kerns klein im Verhältnis zu den Zug- und Stützorganen, dann ist eine Zerlegung in die einzelnen Teile überflüssig, die Membran bleibt bestehen, und der Kern wird als Ganzes in die Stützspindel hineingezogen. Die Fasern der letzteren weichen nach beiden Seiten hin aus und drängen dabei an den Flanken des Kerns vorbei, diesen seitlich komprimierend (Fig. 9 d, Schema 34). In demselben Maße als der Kern sich der kürzesten Verbindungslinie der beiden Pole nähert, bilden sich immer neue Druckfasern aus, die in der neuen Zugrichtung liegen (oder schon angelegte strecken sich und nehmen die neue Lage ein), und im gleichen Maße treten die äußersten, zuerst ausgewichenen und stärkst gebogenen Fibrillen außer Funktion (Schema 41, Taf. XVII). Genau das umgekehrte Verhalten zwischen Zug- und Stützfibrillen wie bei frühzeitiger Auflösung der Kernmembran findet statt: die Zugfasern kommen nicht in die Peripherie, sondern ins Centrum zu liegen, es bildet sich keine Centralspindel, sondern eine Mantelspindel, die Kernhöhle umgiebt nicht mantelförmig die Stützfasern, sondern die Stützfasern umlagern als Mantel den Kern und pressen ihn zur Scheibe um: es bildet sich genau die Spindelform, welche wir oben zu beschreiben hatten.

Es besteht in der That bei älteren Zellen das Mißverhältnis zwischen Kern und Spindel, der Kern ist im Verhältnis zum Zellleib viel größer, die Chromosomen sind den achromatischen Elementen gegenüber viel massiger als bei den jüngeren Blastomeren. Auch löst sich die Kernmembran bei letzteren weit später auf (dies erwähnt auch VAN DER STRICHT), nicht eher, als bis der Kern den Spindelfasern eingelagert ist (in Fig. 9, Taf. XIV sind noch Teile erhalten). Die Polstrahlung ist wie in jüngeren Stadien so auch in diesen um diese Zeit stark reduziert (Fig. 9 a),

und es fehlen die zu Seiten der Spindel sich kreuzenden Fibrillen, welche in späteren Stadien (Fig. 1, 2, Taf. XIII) die Dotterkrystalloide von dem Raume fernhalten, auf dem der Kernteilungsprozeß sich abspielt.

So ist es eine zweckmäßige Anpassung, daß die Kernmembran erst dann sich auflöst, wenn die Chromosomen durch die Einlagerung in die Druckfasern vor dem Hindernis sich einschieben der Dottermassen geschützt sind.

In dem Augenblicke nun, in dem die Kernmembran schwindet, müssen die Stützfasern in die Kernhöhle eindringen, da sie vorher schon gegen die Membran andrängten und den Kern, sich an ihm vorbeischiebend, umformten. Die Chromosomen werden durch den Zugapparat der Spindelachse zugedrängt, die Spindelfasern strecken sich und stellen sich möglichst in die Richtung der Zugbändchen ein: so kommt die gemischtfaserige Spindel zustande.

Wir hätten also in Stadien der Eientwicklung, die zwischen den beiden bisher von uns untersuchten liegen, den Übergang der Spindelentwicklung vom einen Typus zum anderen gefunden. Denn nachdem wir das Entstehen der gemischtfaserigen Spindel verfolgen konnten, kann die Anlage derselben bei Zellen der einschichtigen Blastula nur als eine zeitliche Verkürzung in der Cytogenie aufgefaßt werden: es werden die Stadien der Bildung eines Druckbogens und des Transportes des Kerns in die Spindelanlage hinein überschlagen, und zwischen den von vornherein an entgegengesetzten Seiten des ruhenden Kerns gelagerten Centrosomen bildet sich die Spindel sofort als gemischtfaserige Spindel durch den Kern hindurch.

Es unterliegt mir danach keinem Zweifel, daß die Entstehung der Spindel im Kerninnern ein cänogenetischer Vorgang ist. Im primitiven Zustande (Hoden, Gastrula) bilden sich die Spindelfasern im Protoplasma, die Kernhöhle schließt sich nach Schwund der Kernmembran um sie und schließt sie auf diese Weise in sich ein; durch Veränderung der Massenverhältnisse zwischen Kern und Spindel (mehrschichtige Blastula) werden andere mechanische Verhältnisse bedingt, und die Spindelfasern dringen in den Kern ein; schließlich (einschichtige Blastula) kommt die Spindel zum großen Teil im Kerne selbst zur Entstehung. Auch die Vergrößerung der archoplasmatischen Elemente beruht auf cänogenetischen Veränderungen. Denn sie hängt mit der Volumsvergrößerung des Zellleibes zusammen, wie im

folgenden Kapitel genauer dargethan werden soll, welche diese jungen Blastomeren nur ihrem Dottergehalt verdanken. Ohne diesen würden sie nicht größer als die Zellen der *Amphioxus-blastula* sein. Die erhöhte Dottermenge als solche wird ebenfalls besonders kräftige Strahlen erfordern, die imstande sind, sie zu bewegen und zu verschieben. Schließlich sahen wir bis ins feinste Detail der Zugmechanismen in der einschichtigen *Blastula* Differenzierungen vom ursprünglichen Prozeß auftreten, da wir nachweisen konnten, daß die feinen Zugfäserchen noch angelegt werden, aber nicht mehr (oder nur ganz kurze Zeit) funktionieren, gegenüber ihrer ausgiebigen Wirksamkeit bei älteren *Blastula*-formen.

Wenn also zunächst in dem Auftreten des größten Teils der Spindel im Kern vor Auflösung der Kernmembran innerhalb junger Entwicklungsstadien so hochstehender Tiere wie der Amphibien ein Beweis für die von FLEMMING und O. HERTWIG vorzüglich vertretene Ansicht gegeben schien, daß die Spindel dem Kern entstamme, so glaube ich, ist durch den Nachweis, daß bei einem und demselben Objekte, dem Ei des *Triton alpestris*, die allmähliche Umwandlung der Entstehung der Spindel im Kern aus der im Protoplasma sich verfolgen läßt, der Hauptstütze dieser Ansicht<sup>1)</sup> der Boden entzogen. Die Spindelanlage im Kern ist ein cänogenetischer Prozeß.

Für diese Auffassung ist am ersten und nachdrücklichsten E. STRASBURGER eingetreten. In Pollenmutterzellen der *Fritillaria persica* sah er, noch während die Kernmembran bestand, Spindelfasern im Kern auftauchen. Bei *Spirogyra nitida* standen ähnliche Fäden mit außerhalb gelegenen Fasern der Polstrahlung in kontinuierlicher Verbindung<sup>2)</sup>, und die Kernmembran war bei polarer Ansicht durchbrochen wie ein Sieb. STRASBURGER zieht aus diesen Befunden den Schluß, daß das für die Spindelanlage nötige Protoplasma in den Kern aufgenommen worden ist.

Daß nun eine Aufnahme von Protoplasma in den Kern während der Prophase in der That stattfinden kann, hat SCHEWIAKOFF am lebenden Objekt nachgewiesen. Er hat bei *Euglypha alveolata* (l. c.) zahlenmäßig eine Vergrößerung des ruhenden Kerns dargethan und dieselbe auf eine Aufnahme von Protoplasma dadurch zurückführen können, daß er gleichzeitig eine Netzstruktur im

---

1) O. HERTWIG, Zelle u. Gewebe, S. 163.

2) STRASBURGER, Kontroversen, l. c., S. 272, 294.

Kern auftreten sah. Dies ist nur so erklärlich, daß die schwächer lichtbrechende protoplasmatische Flüssigkeit in den homogenen, stark lichtbrechenden Kern eindringt und „eine Verschiedenheit im Brechungsvermögen des Kernsaftes und Kerngerüsts verursacht, wodurch auch das Netzwerk des Kerns zum Vorschein gelangt“<sup>1)</sup>.

Auch bei unserem Objekt haben wir eine Vergrößerung des noch ruhenden Kerns wahrscheinlich machen können. Ich glaube daher, daß auch beim Triton bei dieser Vergrößerung Zellsubstanz, und zwar Archoplasma, in den Kern aufgenommen wird. Da ich nachgewiesen habe, daß die fibres bipolaires mit den Spindelfasern nichts gemein haben, so ist anzunehmen, daß, wie bei Euglypha, die Zellsubstanz ungeformt in den Kern eindringt. Die Fibrillen, welche das Auseinanderweichen der Centrosomen in gerader Richtung besorgt haben (Fig. 13 und 14, Taf. XIV), finden sich nach Beendigung der Volumszunahme an den Seiten des Kerns zerstreut (Fig. 16, Taf. XIV, Fig. 17, Taf. XV)<sup>2)</sup>. Wichtig ist, daß gerade bei Euglypha, einem der Objekte, bei welchen die Kernmembran während der ganzen Zellteilung bestehen bleibt und die Spindel dauernd im Kernraum liegt, und welches daher in erster Linie für die primäre Entstehung der Spindel im Kern angezogen wird, eine Aufnahme von Protoplasma in den Kern stattfindet, in welchen ich das Archoplasma einbegriffen glaube, das zu der auch hier cänogenetischen Spindelanlage erforderlich ist.

Es tritt nun in den verschiedenen Stadien der Eientwicklung des Triton eine Vermischung der Entwicklungstypen der Spindel auf, indem in älteren Blastulae (und selbst bei Gastrulae nach DRÜNER) hin und wieder gemischtfasrige Spindeln sich finden und die typische Centralspindel erst allmählich die allein vorherrschende wird. Es kombiniert sich dann die primitive Schleifenstellung der älteren Blastulaspindel mit der cänogenetischen Vermischung der Fasern (Fig. 5, Taf. XIII und Schema 38, Taf. XVII). Auch die Lage des Kerns in der Verbindungslinie der Centrosomen während der Prophase er-

---

1) l. c., S. 205.

2) Aus Fig. 9, Taf. XIV ist kaum zu entscheiden, ob hier schon das endgiltige Verhalten erreicht ist und die Fasern direkt im Kern angelegt wurden, oder ob die Fasern in den Kernraum hineingewandert sind.

hält sich in seltenen Fällen bis in späte Blastulaformen hinein (Fig. 1, Taf. XIII), ohne daß ich sagen könnte, ob die Spindelentwicklung hier ganz außerhalb oder zum teil innerhalb des Kerns vor sich geht. Eine Prädisposition besonderer Bezirke des Eies für solch atavistische Vorgänge konnte ich nicht deutlich nachweisen.

### Die Beziehungen der Zellteilung zum Wachstum des Tritoneies.

Von PFITZNER, RABL, M. HEIDENHAIN u. a. ist bereits auf einschichtige Epithelien hingewiesen worden, in welchen die Kernspindeln paratangential zur Oberfläche, also periklin stehen. Die einschichtige Blastula kann sich diesen Beispielen anreihen. Auch bei ihr fand ich nie eine Spindelfigur anders als in perikliner Stellung. Da die einschichtige Blastula sich in einem frühen Stadium der Furchung auszubilden beginnt, wo in jedem Durchmesser des Eies nicht mehr als zwei Furchungskugeln liegen, so ist leicht einzusehen, daß durch eine andauernde Teilung der Zellen senkrecht zur Oberfläche des Eies und geringe Verkürzung des Zelleibes in derselben Richtung während der Anaphase — ein Punkt, auf den ich zurückkommen werde — unmittelbar das Entstehen einer Hohlkugel mit einschichtiger Wand gegeben ist: die Stellung der Spindel ist also in diesem Stadium bestimmend für das Wachstum des Eies. Es fragt sich, wodurch wird die Richtung der Spindel bestimmt?

Die Zellen so junger Blastulae haben meist ihre Längsausdehnung in radiärer Richtung (Fig. 36, Taf. XVII). Das ist aber gerade diejenige, in welcher die Spindelachse niemals steht. Das HERTWIG'sche Gesetz, das bekanntlich an den ersten Furchungsstadien von Amphibieneiern hauptsächlich gewonnen wurde, ist hier also bereits nicht mehr in Kraft (Fig. 8, Taf. XIII).

Ich habe mich nun bemüht, die Zeit in der Cytogenese festzustellen, in welcher über die Stellung der Spindel entschieden wird. Untersucht man Spindeln im Monasterstadium und während der Metakinese auf die Richtung hin, in welcher die Polkörperchen auseinanderweichen, so findet man diese in allen möglichen Stellungen zu einander, bald periklin, bald radiär, bald in irgend einer Zwischenstellung. Weichen die Centrosomen an dem einen Pol in einer Richtung auseinander, so kann am anderen Pol die

Richtung senkrecht dazu eingeschlagen werden; auch in der Richtung der Spindelachse fand ich Centrosomen am Spindelpol liegend. Von vornherein ist also die Lage der Spindelfigur nicht bestimmt, und es muß ein Moment während der Spindelentwicklung eintreten, welches bestimmend auf die Einstellung des Monasters wirkt. Da nun während des Auseinanderweichens der Sphären die Regellosigkeit bestehen bleibt und ruhende wurstförmige Kerne (Fig. 13, Taf. XIV) ihre Strahlensysteme mit der Verbindungslinie unter anderem noch in radiärer Stellung, andererseits die kugligen Kerne ihre an beiden Polen gelegenen Sphären stets periklin gerichtet zeigen, so kann dies bestimmende Moment nur während der Volumszunahme des Kerns eintreten. Vermutlich haben wir in einer aktiven Einwirkung des Kerns selbst dasselbe zu suchen. Der Kern drängt sich dadurch, daß er Archoplasma aufnimmt und anschwillt, nicht nur zwischen die Sphären ein und bringt sie in Gemeinschaft mit dem andauernden Wachstume der Strahlensysteme rein mechanisch auseinander, sondern er wirkt bestimmend auf die Anordnung der Centrosomen derart ein, daß zum Schluß stets die Verbindungslinie der Centrosomen periklin gerichtet ist.

Ich hob früher hervor, daß in den kugligen Kernen während der Prophase die Chromatinfäden auffallend oft in der Richtung der späteren Spindelachse liegen (Fig. 17, Taf. XV), und man könnte daran denken, darin einen Hinweis zu finden auf die Richtung der Verschiebung, welche die Centrosomen erleiden. BOVERI hat bekanntlich für die von RABL mit vielem Scharfsinn aufgestellte Polaritätshypothese beim *Ascarisei* Beweise beigebracht und gezeigt, daß die Chromosomen im Ruhestadium des Kerns sich zwar in viele Partikelchen auflösen, daß aber die Sammlung dieser Teile in denselben Bahnen stattfindet wie die Auflösung, und daß die rekonstruierten Schleifen dieselbe Form und Lage wie vor der Auflösung haben. Man könnte also vermuten, daß die Richtung der in der Prophase entstehenden Chromatinfäden beim Triton derjenigen entspräche, welche am Schluß der Metakinese der Mutterspindel von den Tochterschleifen an jedem Pol innegehalten wurde (vergl. Fig. 17 mit Fig. 20, Taf. XV). Es würde daraus folgen, daß von den beiden Centrosomen das eine liegen geblieben, das andere in der Richtung der Mutterspindel verschoben worden sei. Ich halte dies aber für unwahrscheinlich, da aus derselben Annahme eine Teilung der Abkömmlinge einer jeden Zelle stets in derselben Richtung zu

folgern wäre und wir doch in den ersten Furchungsstadien deutlich verfolgen können, daß jedesmal die Teilungsrichtung von Fall zu Fall geändert wird. Damit würde die andere Annahme an Wahrscheinlichkeit gewinnen, daß in diesen Kernen das Chromatin sich in anderen Bahnen sammelt als denen, in welchen es vor der Auflösung lag.

In der mehrschichtigen Blastula ist nun freilich die Volumsvergrößerung des Kerns in den jungen Stadien noch vorhanden, doch finden wir die Radiärsysteme nicht mehr jedesmal nach vollzogener Schwellung an entgegengesetzten Seiten des Kerns liegen, sondern es hat sich der Mechanismus ausgebildet, den wir im vorigen Kapitel eingehend erörterten (vergl. Schema 34 und 41), durch welchen der Kern erst nach der Bildung der Spindel zwischen die Centrosomen hineingezogen wird. Gleichzeitig ist die Regellosigkeit in der Richtung der Kernteilungsfiguren eingetreten, die wir im ersten Kapitel für die mehrschichtige Blastula zahlenmäßig festlegten, ein Wechsel, den ich mir folgendermaßen erkläre. Es macht sich ein Unterschied in der Ausbildung der Radiärsysteme gerade junger, mehrschichtiger Blastulae, in denen wir schon einmal Übergänge zwischen verschiedenen Typen zu finden Gelegenheit hatten, gegenüber der einschichtigen Blastula bemerkbar, indem die während der Metakinese an Umfang und Entwicklung bedeutend zunehmenden Polstrahlen, welche hier den ganzen Zellleib durchziehen und allenthalben bis an die Zellmembran zu verfolgen sind, auch noch in derselben Ausdehnung bestehen, wenn schon der Kern seine definitive Ausdehnung gewonnen hat (Fig. 11, Taf. XIV), während bei jüngeren Eiern zu dieser Zeit längst der Verfall der Peripherie der Polstrahlen eingetreten ist (Fig. 16, Taf. XIV). Die Kerne ersterer haben fast regelmäßig eine gelappte Form. Die einzelnen Lappen, welche oft nur durch schmale Brücken verbunden sind und fast immer ein Loch in der Mitte des Kerns frei lassen (Lochkerne), liegen mit ihrer Längsausdehnung in der Achsenrichtung der Mutterspindel und erinnern zunächst an riesig gequollene chromatische Schleifen. Doch haben sie mit solchen schon der geringen Zahl wegen nichts zu thun (Fig. 11). Es scheint also, als ob durch die starke Entwicklung und die Erhaltung der Polstrahlung während der ganzen Dauer der Zellruhe Einrichtungen in der Zelle gegeben sind, welche erst rudimentär werden mußten, ehe eine direkte Einwirkung der Volumvergrößerung des Kerns auf die Anordnung der Centrosomen möglich wurde. Und andererseits können die Einfaltungen des

Kerns, aus denen die Lappung resultiert, ebenfalls zurückgeführt werden auf den Widerstand, welchen der Kernmembran während des Anschwellens Polstrahlen entgegensetzen, die dem Kern dicht anliegen. Solche sind regelmäßig vorhanden.

Verschiedene Phasen in der Ausbildung der Polstrahlung sind nun, wie wir früher sahen, nur jungen Blastomeren eigen, und erst bei älteren mehrschichtigen Blastulae sowie Gastrulae fehlt die Pause zwischen Aus- und Rückbildung dieser Radian. In diesen bleibt die Muttersphäre erhalten, bis die Tochterstrahlung in sie eingedrungen ist und verfällt erst in demselben Maß der Rückbildung, als die andere sich ausbildet. DRÜNER hat nun, gestützt auf seine Beobachtungen am Salamanderhoden und auf Befunde VAN BENEDEN's am Ascarisei, die Bedeutung der Polstrahlen darin erkannt, daß dieselben die Orientierung der Centrosomen im Zelleib bewirken, derart, daß jedesmal bei Beginn der Karyokinese jedes Centrosom in der Mitte einer Hälfte der zu teilenden Zelle liegt<sup>1)</sup>. Außerdem hat er für Gestaltsveränderungen der Zelle am Schluß der Metakinese die Polstrahlen verantwortlich gemacht, indem er es für *Ascaris* als wahrscheinlich zeigte, daß Zugwirkungen gewisser Strahlengruppen eine Verlängerung der Zelle herbeiführen.

Bei der Tritonblastula und -gastrula ist die Polstrahlung nun freilich in demselben Maße und vielleicht zeitweise stärker entwickelt als beim Salamanderhoden und Ascarisei, und trotzdem kommt es nicht zu einer so typischen Einstellung der Centrosomen zu Beginn der Karyokinese, sondern wir sahen bereits, daß sowohl in der kürzesten wie längsten Zellachse und in allen Zwischenstellungen die Monaster angetroffen werden (vergl. auch DRÜNER, Taf. IV, Fig. 12, Taf. VI, Fig. 38). Es muß also eine weitere Differenzierung der Wirkung der Polstrahlen stattgefunden haben; es werden zwar in den primitivsten cytogetischen Stadien, in der mehrschichtigen älteren Blastula noch die Polstrahlen während des ganzen Zellenlebens erhalten, aber die frühzeitige Rückbildung derselben bei jüngeren Eiern zeigt, daß die Radian nur in einer gewissen Ausbildungsperiode funktionieren. Schon KOELLIKER hat beim Axolotl darauf hingewiesen, daß während der Anaphase die Spindeln sich strecken. Dasselbe ist deutlich bei allen Eiern des Triton der Fall und am besten dann zu verfolgen, wenn (wie in Fig. 11, Taf. XIV) noch lange nach der Rekonstruktion der Kerne

1) l. c., S. 296.



die Mutterspindel in ihren Resten sichtbar bleibt. Ich maß in einem solchen Ei eine Größenzunahme der Polabstände von 0,075 auf 0,150 mm<sup>1)</sup>. Zugleich mit der Streckung der Spindel geht aber auch bei diesen Eiern eine Gestaltsveränderung der Zellen einher, die damit endet, daß auch hier schließlich die Centrosomen jederseits in der Mitte der Zellhälften liegen. Die am Ende der Metakinese von jedem Pol auswachsenden Polstrahlen werden auf die Zellwände so lange einen Druck ausüben und dieselben zum Ausweichen bringen, bis alle bei gleicher Länge gleiche Spannung erreicht haben, d. h. bis jeder Pol von den gegenüberliegenden Zellwänden gleich weit entfernt und die Spindel so lang geworden ist, wie die Summe derjenigen Polstrahlen, welche von jedem Centrosom in der Richtung der Spindelachse zur Zellwand verlaufen (Fig. 11, Taf. XIV). Wenn also ursprünglich und auch jetzt noch beim Ascarisei durch eine progressive, der Entwicklung der Spindel parallel laufende Ausdehnung der Polstrahlen die Orientierung der Teilungsfigur in der Längsachse der Zelle zustande kommt und erst am Ende der Teilung parallel der regressiven Entwicklung und Kontraktion aller kontraktilen Radien auch eine Zugwirkung von Polstrahlen eine Größenzunahme der Zelle in der Richtung ihrer Achse bewirkt, so ist beim Tritonei die Orientierung der Spindel in der längsten Zellachse und die Vergrößerung dieser Achse in eine Phase vereinigt und bedingt nur durch die gleichmäßige Expansion der Polstrahlen, welche zeitlich unabhängig von der Ausdehnung der zur Spindelfigur zu zählenden Fibrillen ist. Es geht aber aus dieser hochgradigen zeitlichen und mechanischen Differenzierung der Polstrahlen hervor, daß im Tritonei die Orientierung der Spindel in der Zelle nebensächlich geworden ist und nur das Endresultat der Gestaltsänderung der Zelle und Spindel, die Teilung des Zelleibes in zwei annähernd gleich große Tochterzellen, erreicht werden soll. Ein solcher Mechanismus ist selbstverständlich sehr wesentlich, da bei der scheinbar willkürlichen Stellung der Spindeln die Zellen im Ei nicht annähernd gleich groß bleiben könnten, wie wir dies doch, abgesehen von dem auf anderen Ursachen beruhenden Größenunterschied zwischen Makro- und Mikromeren, in der That bei den Eiern finden. Die Größe der jungen Blastomeren und die Größe der zu be-

---

1) Fig. 11, Taf. XIV zeigt einen Polabstand, der so groß ist, wie der der größten Monaster, die ich in einschichtigen Blastulae maß, 0,110 mm.

wegenden Massen erklärt zudem die starke Ausbildung der Polstrahlung gegenüber der weit geringeren kleineren Zellen in älteren Blastulae und Gastrulae.

Man könnte nun vermuten, daß durch diese Gestaltsveränderung der Zellen in bestimmter Richtung Druckkräfte gesetzt würden, welche, mit anderen summiert, zu Spannungen im Eikörper führten. Die wechselnden Stellungen der Spindeln würden nur anscheinend regellose sein und im Einzelfall die Centrosomen so lange ihre Stellung in der Zelle wechseln, bis in der Länge und Stärke ihrer Radien mit denen der benachbarten Zelle Übereinstimmung eingetreten sei. Es würde die Spindelstellung bedingt durch die gegenseitige Druckwirkung der Polstrahlen aufeinander. Daß dies nicht so ist, geht schon daraus hervor, daß zwischen den mit Strahlensystemen reich ausgestatteten Zellen, die also einen starken Druck ausüben müßten, Zellen fast ohne alle Polstrahlung (in Stadien wie Fig. 16, 17, 18, 19, 21, 22) liegen, ohne daß ihr Zellkontur deutlich eine Einbiegung oder Veränderung zeigte<sup>1)</sup>. Auch Roux kommt auf Grund seiner Beobachtungen an Halbembryonen des Frosches zu dem Schluß, „daß die Blastulagestaltung ohne weitgehende Spannungen im Materiale, also auch ohne weitaus sich erstreckende mechanische Wechselwirkungen der Teile vor sich geht“<sup>2)</sup>, den er neuerdings weiter einschränkt, indem er sagt, „daß die Berührungsfläche zweier Furchungszellen als solche keinen richtenden Einfluß auf die Einstellung der Kernspindeln in diesen Zellen ausübt“<sup>3)</sup>.

Es ist also anzunehmen, daß die Spindelstellung in den älteren Blastulazellen ohne zur Zeit bestimmbare Regel wechselt, und daß infolgedessen auch die Teilung der Zellen in regelloser Richtung vor sich geht. Daraus folgt aber unmittelbar, daß zu dieser Zeit eine Abhängigkeit des geregelten Wachstums des Eies von der Zellteilung unmöglich stattfinden kann.

---

1) Ich glaube daher, daß die Gestaltsveränderungen der Zellen nur Änderungen der Ausdehnung in einer Richtung auf Kosten der anderen sind, so daß ein Ausgleich des Drucks sofort stattfindet (dimensionales Wachstum, Roux), und erkläre so die Verkleinerung der radialen Zellachse, die zur Entstehung der Furchungshöhle in der Ontogenese beiträgt.

2) Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo, N. V, S. 140. Virch. Arch. für path. Anat. u. Phys., CXIV, 1888.

3) Derselbe, Über richtende und qualitative Wechselwirkungen zwischen Zelleib und Zellkern. Zool. Anzeiger, XVI, 1893, S. 412.

Von früheren Autoren ist häufig das Wachstum in direkte Abhängigkeit von der Zellteilung gebracht worden, und GÖTTE hat diese Abhängigkeit speciell für die ersten Entwicklungsvorgänge, auch des Amphibienkeimes behauptet und auf die Stellung der Spindel die Wachstumsrichtung zurückzuführen gesucht. Neuerdings hat M. HEIDENHAIN<sup>1)</sup> diese Beziehung verallgemeinert in seinem „Problem der gesetzmäßigen Drehungswinkel“. HEIDENHAIN geht von zwei Annahmen aus, einmal daß eine Zellenachse existiere, die durch Kern und Mikrocentrum konstruierbar und in der ruhenden Zelle so gelegen sei, daß sie vom Kern durch das Protoplasma in seiner längsten Ausdehnung gehe; zweitens, daß die Spindelachse immer senkrecht zur Zellachse stehe. Er erläutert nun sein Problem am einschichtigen Cylinderepithel. Bei diesem nimmt er folgerichtig „ganz unbedenklich an, daß die Achsen der Nachbarzellen auf der Oberfläche des Epithels senkrecht stehen“<sup>2)</sup>, und andererseits, daß die Spindeln parallel der Oberfläche liegen, was der Fall sein muß, „falls überhaupt ein einschichtiges Epithel zustande kommen soll“<sup>3)</sup>. Das Bestimmende für das Wachstum des Cylinderepithels würde also darin liegen, daß die Zellachse, welche während der Teilung mit der Spindelachse zusammenfällt und parallel der Oberfläche steht, während der Zellruhe sich so lange dreht, bis sie eine zur Oberfläche senkrechte Lage erreicht hat. „Mithin wäre . . . eine Drehung der Zellenachse um 90° während der Telokinese die Bedingung, unter welcher ein einschichtiges Epithel entsteht.“ Und dies wird verallgemeinert: „Für die Embryonalentwicklung müßte dagegen wegen der nach verschiedenen Raumesrichtungen hin in gesetzmäßiger Weise sich vollziehenden Zellteilungen eine von vornherein festgelegte, ordnungsmäßig im Laufe der Zellgenerationen sich vollziehende Änderung der Winkelwerte statthaben“<sup>4)</sup>. Das „Problem der gesetzmäßigen Drehungswinkel“ sagt also aus, daß jeder kleinsten Wachstumsänderung eine Änderung der Spindeleinstellung vorausgehen und diese bedingt sein müsse durch mit dem Winkelmaß zu bestimmende Rotationen des Mikrocentrums um den Kern.

---

1) Neue Untersuchungen, l. c., S. 719.

2) l. c., S. 720.

3) l. c., S. 712.

4) l. c., S. 721.

Die beiden Voraussetzungen will ich hier nicht weiter angreifen<sup>1)</sup>, obgleich an den Eiern des Triton, wie man aus meiner Schilderung unmittelbar entnehmen kann, das Gegenteil zu beobachten ist, und nur die Fragen aufwerfen, 1) ob denn überhaupt ein einschichtiges Cylinderepithel nur durch Teilung von Zellen senkrecht zur Oberfläche zustande kommen kann, und 2) ob aus einem einschichtigen Epithel ein mehrschichtiges nur durch eine Änderung der Zellteilungsrichtung entsteht. Was den ersten Punkt angeht, so zieht HEIDENHAIN außer Abbildungen von LEBRUN eigene Beobachtungen am Epithel der Darmgrübchen des Salamanders als Beispiel heran. Ich verdanke nun Herrn Dr. DRÜNER nicht nur den Hinweis auf diese Frage, sondern auch die Mitteilung von bisher nicht veröffentlichten Beobachtungen an demselben Objekt, nach welchen gerade in den Darmgrübchen, der Matrix für das Cylinderepithel, die Kernspindeln in den verschiedensten Richtungen orientiert sind und die Zellteilungen ganz unabhängig von der späteren Anordnung der Zellen stattfinden. Beim Tritonei brauche ich nur auf die Umwandlung des mehrschichtigen Entoderms des Gastruladaches in ein einschichtiges hinzuweisen, die unmöglich nur durch konstant gleiche Zellteilungsrichtung erklärt werden könnte. Für die zweite Frage giebt dasjenige Stadium der Eientwicklung des Triton Auskunft, in welchem gerade die Blastula beginnt mehrschichtig zu werden. Ein Ei, welches schon einige Blastomeren enthielt, welche die Eioberfläche nicht mehr erreichten, wies nur perikline Spindelstellungen auf. Und doch würde man nach HEIDENHAIN gerade in diesen viele radiäre erwarten. Die Vermutung, daß das Tritonei unabhängig von der Zellteilung dadurch mehrschichtig wird, daß Oberflächenzellen in die Tiefe rücken, wird durch die Beobachtung v. EBNER's bewiesen, der ein solches Verschwinden von

---

1) Nur das möchte ich hervorheben, daß H. auch, gestützt auf Abbildungen VAN DER STRICHT's l. c., die Stellung von Kern und Mikrocentrum bei Blastomeren des Triton heranzieht. Da in diesen stets zwei Mikrocentren vorhanden sind, ist eine einfache Konstruktion nicht möglich, und die Halbierungslinie des Winkels der Doppelachse der Zelle, die wohl am ehesten im Sinne HEIDENHAIN's in Betracht käme, hat häufig die postulierte Stellung nicht. Die Abbildungen VAN DER STRICHT's enthalten nur ein Centrosom und meist nur die Kuppe des großen Kerns dieser Zellen.

Blastomeren in die Tiefe am lebenden Tritonei verfolgte <sup>1)</sup>. Also sogar für die Fälle, die HEIDENHAIN selbst für die übersichtlichsten hält <sup>2)</sup>, trifft das Problem praktisch nicht zu, „dessen Zutreffen, als Theorie gedacht, ich“, wie er sagt, „keineswegs behaupten will“ <sup>3)</sup>.

Ich halte also daran fest, daß in der älteren Tritonblastula und -gastrula das Wachstum unabhängig von der Zellteilung erfolgt, die das Wachstum bedingenden Veränderungen der Zellen also in das Stadium der „Zellruhe“ fallen.

Roux ist auf Grund seiner experimentellen Arbeiten, wenn ich ihn recht verstehe, zu demselben Resultat gelangt und führt die Umgestaltungen der Zellen auf chemotaktische Kräfte zurück <sup>4)</sup>. Für den Morphologen bleibt die Frage noch offen, ob nicht besondere Organe der Furchungskugeln und welche den Formwechsel der Zellen bewirken.

Vielleicht haben diejenigen Autoren recht, welche den Kern in letzter Instanz für das Wachstum verantwortlich machen. Ich würde dann glauben, daß der Kern in Zellen der mehrschichtigen Blastula und Gastrula, also im primitiven Zustand, in einer weniger direkten Beziehung zum Wachstum steht, als in solchen der einschichtigen Blastula, wo er direkt die Teilungsrichtung der Zellen und damit zugleich das Wachstum des Eies im Sinne einer sekundären Abkürzung und Beschleunigung der Wachstumsvorgänge beeinflußt.

Die perikline Stellung der Spindeln in der äußersten Zellschicht als das fast regelmäßige Verhalten unter dem sonst regellosen bedarf noch der Erklärung. Man könnte an den oft citierten PFLÜGER'schen Versuch mit gequetschten Eiern denken und glauben, daß die Einstellung in der Richtung des geringsten Widerstandes bei einem gewissen Oberflächendruck stattfindet. In der einschichtigen Blastula würde der Kern dann immer noch direkt regulatorisch diese Einstellung unterstützen. Doch wäre vorher zu ermitteln, welche Bedeutung die Ausnahmen (radiäre Spindelstellung) besitzen. An einem Objekt allein schien mir diese Aufgabe unlösbar.

---

1) v. EBNER, Die äußere Furchung des Tritoneies und ihre Beziehungen zu den Hauptrichtungen des Embryo, Jena 1893, S. 10.

2) l. c., S. 713.

3) S. 724.

4) W. Roux, Der Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches (*Rana fusca*). Arch. f. Entw.-Mechanik, Heft I u. II, 1894.

## Anhang.

**Über amitotische Kernteilung und Polyspermie  
im Tritonei.**

Neben den Kernen, die bisher der Besprechung unterlagen, finden sich in den Blastomeren vieler der untersuchten Eier Kerne eines ganz anderen Typus. Es sind polymorphe Gebilde, bestehend aus Kernbläschen, welche durch mehrere Schnitte verfolgt werden können und zum teil durch schmale Brücken miteinander in Verbindung stehen, zum teil aber durch Zwischenräume getrennt sind. Die Kernfragmente sind zu einem Kreis oder zu einer Kugelschale angeordnet. Jedesmal im Mittelpunkt liegt ein Mikrocentrum, von welchem zahlreiche Radien zwischen die Kernfragmente eindringen, den Raum im Kernloch ausfüllen und auf eine kurze Strecke die Dotterkrystalloide in die charakteristische subradiäre Stellung drängen (Fig. 30, Taf. XVII). Diese Kerne finden sich nur selten in den Blastulae. Ich beobachtete sie in einschichtigen Blastulae zu zweien oder dreien, bei jungen mehrschichtigen fand ich sie nur mehr in der Einzahl, bei älteren gar nicht mehr. Entweder treten sie zusammen mit einem anderen, in Ruhe oder Mitose befindlichen Kern in einer Zelle (Makromere) auf, so daß dann polynukleäre Zellen vorliegen, oder aber sie besitzen ihr eigenes Zellterritorium. Letzteres sah ich freilich nur einmal, wo in einer einschichtigen Blastula nach der Eihöhle zu ein Teil einer Makromere als kleine runde Zelle abgeschnürt war, eine deutliche Zellmembran und einen fragmentierten Kern besaß.

Die Herkunft und Entstehungsgeschichte dieser Kernformen lehrten jüngere Furchungsstadien und ungefurchte Eier kennen. Man kann dieselben unverändert bis in die jüngsten Furchungskugeln verfolgen. Ihre Zahl ist eine wechselnde. Mehr als je einen Nebenkern in jeder Makromere sah ich nicht und fand sie meist in der Nähe der Eiperipherie liegend. Während ungefurchte Eier polymorphe Kerne nicht zeigten, wiesen dieselben doch interessante Kerne anderer Art auf.

In Eiern, bei welchen Ei- und Spermakern dicht nebeneinander liegen, beobachtete ich stets noch eine Reihe von Kernen, die meist im weißen Dotter und in der Nähe der Eiperipherie, seltener dem animalen Pol oder dem Centrum genähert liegen.

In ihrem feineren Bau und ihrer Größe sind diese Kerne in nichts von den kopulierenden Kernen unterschieden. In Eiern, welche eine Richtungsspindel aufwiesen — die zweite nach den Angaben von FICK <sup>1)</sup> und BORN <sup>2)</sup>, da es sich um im untersten Tubenabschnitt befindliche Eier handelt — waren außer dieser Spindel Kerne nicht vorhanden <sup>3)</sup>. In allen anderen fand sich eine Reihe von Kernen, unter denen Ei- und Spermakern nur dann sicher zu erkennen waren, wenn sie nahe bei einander lagen. Da also vor dem Eindringen der Spermatozoen diese Kerne nicht vorhanden sind und kurz nach dem Eindringen jener auftreten, so glaube ich annehmen zu dürfen, daß dieselben sämtlich umgewandelte Spermatozoen, Nebenspermakern, sind. Beweisend für die Polyspermie ist folgender Versuch. Von den beiden in der Tube eines frisch gefangenen Tritonweibchens der Kloake zunächst und dicht nebeneinander liegenden Eiern wurde das eine nach Öffnung der Bauchhöhle sofort enthüllt und fixiert. Es fand sich in demselben nichts außer einer typischen, dicht an der Oberfläche, periklin gelegenen Richtungsspindel. Das andere Ei wurde künstlich befruchtet und nach Verlauf einer Stunde konserviert. In demselben waren außer der Richtungsspindel noch drei Spermatozoen vorhanden, deren Köpfe unverändert um etwa  $\frac{1}{4}$  des Eiradius von der Oberfläche entfernt lagen. An Stelle des Verbindungsstückes zeigte sich eine Sphäre. Mit Pigment ausgekleidete Kanäle führten zu den Spermaköpfen hin. Ein drittes Ei wurde vier Stunden nach der Befruchtung fixiert. Männlicher und weiblicher Vorkern lagen dicht nebeneinander inmitten der animalen Hälfte. Die fraglichen Nebenkern waren bereits vorhanden. Eine Ableitung vom ersten Furchungskern ist also ausgeschlossen, da sie vor dessen Auftreten da sind, eine Ableitung vom weiblichen Vorkern ebenfalls höchst unwahrscheinlich und allen Erfahrungen widersprechend, da derselbe innerhalb weniger Stunden — drei sind es in unserem Fall — nicht Zeit hätte, sich so oft zu teilen (mehrmals zählte ich sieben, einmal neun

---

1) FICK, Über die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 56, 1893, S. 527.

2) BORN, Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894, S. 1.

3) Serien so dotterreichen Materials, wie diese Eier sind, während des Färbungs- und Einbettungsverfahrens völlig lückenlos zu erhalten, gelang nur dann, wenn die mit Eiweiß aufgeklebten Schnitte nachträglich mit möglichst wenig Nelkenölkollodium überpinselt wurden.

Nebenkerne) und die zerstreute Lage dieser Gebilde höchst komplizierte und schnelle Wanderungen von Abkömmlingen des weiblichen Vorkerns verlangen würde, abgesehen davon, daß das völlige Verschwinden der nachweislich in größerer Zahl eingebrungenen Spermatozoen nach so kurzer Zeit sehr auffallend wäre. Da schließlich das Ei nach der Befruchtung außer allem Konnex mit anderen Zellen steht, so ist auch eine Einwanderung fremder Elemente auszuschließen, folglich die Abstammung der Nebenkerne von den Spermatozoen per exclusionem bewiesen.

Bei Amphibien ist Polyspermie schon von VAN BAMBEKE, KUPFFER, BORN, FICK und neuerdings GASCO <sup>1)</sup> genauer besprochen worden. Daß es sich um einen physiologischen Vorgang handle, betonte, nachdem ein gleicher für andere Wirbeltierklassen von anderer Seite dargelegt worden war, als erster FICK für das Axolotlei <sup>2)</sup>. In diesem finden sich bis zu 9 Nebenspermakerne, für welche FICK die Umwandlung aus dem Spermatozoon in allen Einzelheiten nachweisen konnte. Auch im Tritonei besitzt jeder Spermakern eine Sphäre, wie sie FICK beim Axolotl beschreibt. Doch geht dieselbe, wie ich glaube, keine Umwandlung in eine kompakte Archoplasmamasse ein, wie sie jener Autor in Fig. 43 und 44 darstellt. In hinreichend dünnen Schnitten — und nur in solchen — sieht man bei jedem Kern eine sehr kleine Sphäre dem Kern dicht angeschmiegt liegen (Fig. 29, Taf. XVII), in deren Mitte ich manchmal deutlich ein Centrosom von der Größe der Centrosomen junger Blastulae erkennen konnte. Mehr als ein Centrosom sah ich nicht; meist wiesen die Sphären eine Verklumpungsfigur im Centrum auf (Fig. 29).

Den Befunden beim Axolotl gegenüber ist geltend gemacht worden (BORN, TODARO), daß es sich bei diesem lange in der Gefangenschaft gezüchteten Tier um geschwächte Eier, also nicht um einen physiologischen Vorgang handle. Dieser Einwand dürfte für den Triton wegfallen. Denn wenn ich auch den größten Teil meines

---

1) Über den Vortrag Gasco's, „Chez l'axolotl le développement normal de l'oeuf et le sexe sont tout à fait indépendants du nombre des némaspermes qui se sont insinués dans la sphère vitelline“ in der anatom. Sektion des internat. Kongresses zu Rom war mir leider bisher nur ein kurzes Referat in den Arch. italiennes de Biol., Tom. XXI, zugänglich. — Während der Korrektur erhalte ich den ausführlichen Bericht, glaube aber, daß an meinen Ausführungen durch jene Rede und Diskussion nichts geändert wird.

2) l. c., S. 587 u. f., auch Anat. Anz., 1892, S. 818.



Materiales für andere Zwecke und nicht mit Rücksicht auf diesen Punkt sammelte, so besteht doch nur ein Teil desselben aus Eiern von Tieren, die länger als einige Tage in der Gefangenschaft gehalten wurden. Meist wurden die ersten Eier, die nach dem Fang von den Tieren im Aquarium abgelegt wurden, sofort konserviert, mehrmals auch die alten Tiere gegen frisch gefangene eingetauscht. In allen lückenlosen Serien der gesammelten und untersuchten Eier bis zu Stadien der jungen mehrschichtigen Blastula fand ich nun Nebenspermakerne oder deren Abkömmlinge, welche letzteren ich noch nachweisen werde. Eier, welche in einem geräumigen, im Freien befindlichen Bassin mit fließendem Wasser abgelegt waren, erwiesen sich als polysperm befruchtet, und schließlich gelang es mir, auf Wasserpflanzen eines Tümpels, der nur von Triton alpestris bevölkert war, ein ungefurchtes Ei zu finden, das die Maximalzahl von Nebenspermakernen, die ich überhaupt sah, aufwies, nämlich neun Stück. Die Polyspermie ist also bei Triton alpestris und damit auch beim Axolotl als ein physiologischer Prozeß zu betrachten.

Über die weiteren Schicksale der Nebenspermakerne bei Amphibien sind meines Wissens bisher Beobachtungen nicht bekannt geworden. Für den Axolotl hat GASCO die Hypothese aufgestellt: „Suivant toute probabilité, ces cystospermes surnuméraires donnent origine, dans le vitellus, à des noyaux vitellins, à des merocytes, lesquels, peu à peu, en se séparant du vitellus, prennent part à la constitution du blastoderme“<sup>1)</sup>. WALDEYER hat in der Diskussion über den Vortrag GASCO's erklärt, daß er nach wie vor glaube, die Merocyten von den Furchungskernen ableiten zu müssen.

Das ungefurchte Tritonei weist an den Nebenspermakernen für diese Frage wichtige Veränderungen auf. Fig. 29 zeigt einen nach Art der übrigen im allgemeinen kugligen Kern, in welchen aber von einer Stelle aus die Kernmembran trichterförmig sich einbuchtet. Es ist das der Beginn einer amitotischen Teilung des Kerns, und das Bild ist dasselbe, wie GÖPPERT es für die Anfangsstadien ähnlicher Kernteilungen bei Leukocyten der Randschicht der Salamandrinenleber gegeben und beschrieben hat<sup>2)</sup>. Den Übergang zu den oben beschriebenen polymorphen Kernen der Furch-

---

1) l. c., Thèse 7.

2) E. GÖPPERT, Kernteilung durch indirekte Fragmentierung in der lymphatischen Randschicht der Salamandrinenleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37, 1891, S. 375, Fig. 2.

ungsstadien bilden auch hier wahrscheinlich Ringkerne, bei denen also der Trichter die entgegengesetzte Seite des Kerns erreicht und durchbrochen hat. Denn in nächst älteren Eiern, im Stadium der beginnenden Furchung, konnte ich solche neben polymorphen Kernen und ebenso wie diese als Nebenkern in den Furchungskugeln nachweisen, andererseits aber wurde schon hervorgehoben, daß die Kernbläschen der polymorphen Kerne häufig noch in Ringform angeordnet sind. Ob der Beginn der amitotischen Kernteilung wie in Fig. 29 stets an der Stelle, wo das Centrosom liegt, stattfindet, gestattet mir mein Material nicht zu entscheiden. VOM RATH<sup>1)</sup> hat bei einseitig eingebuchteten Kernen des Salamanderhodens meistens die Attraktionssphären und Centrosomen in den Einbuchtungen liegend und bei Ringkernen im Kernloch gefunden, aber auch häufig Ausnahmen von diesem scheinbar regelmäßigen Verhalten festgestellt. Bei einem typischen Ringkern dieser Amitosen sah auch ich das Mikrocentrum außerhalb des Loches liegen. Die Mikrocentren der polymorphen Kerne waren meist so verklumpt, daß ich nicht sicher feststellen konnte, wie viel Centrosomen vorhanden sind. M. HEIDENHAIN hat für Leukocyten im Knochenmark der Säuger zahlreiche Centrosomen in den Mikrocentren polymorpher Kernfiguren nachgewiesen<sup>2)</sup>.

Wenn nun auch die Ringkernform nicht immer mag durchlaufen werden, sondern der polymorphe Kern sich aus dem kugligen durch mehrfache Einbuchtung und Durchschnürung bilden kann, das scheint mir erwiesen zu sein, daß die Nebenspermakern im Tritonei sich amitotisch teilen und bis ins Blastulastadium hinein erhalten sind.

Eine Zellteilung sah ich nicht an die Kernfragmentierung sich anschließen. Dagegen unterscheiden sich die Kernfragmente in ihrem feineren Bau von den kugligen Nebenspermakernen dadurch, daß sie namentlich in älteren Eiern undeutlich begrenzte Chromatinmassen enthalten, die in dem sonst strukturlosen Kerninnern liegen, und daß die Kernmembran nach der Außenseite zu verschwunden zu sein scheint. Ich vermute, daß dies Symptome der Degeneration und diese Kerne dem Untergang verfallen sind. Ob körnige Detrituspartikel und kleine, fädig-strahlig angeordnete Teile in

---

1) VOM RATH, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculosa* II. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 57, 1894, S. 178.

2) l. c., Neue Untersuchungen.

diesen Eiern Reste solcher untergegangenen Kerne sind, wage ich nicht zu behaupten<sup>1)</sup>).

Physiologische Polyspermie wurde zuerst von RÜCKERT<sup>2)</sup> für den Selachierkeim nachgewiesen und für die Abkömmlinge der überflüssigen Spermatozoen der Name „Merocyten“ beibehalten, weil diese Kerne charakteristisch für das meroblastische Ei seien. Da aber in dem holoblastischen Amphibienei die von mir beschriebenen Kernformen im wesentlichen den Merocyten RÜCKERT's analog sein dürften, ist dies Characteristicum hinfällig und der von OPPEL<sup>3)</sup> für gleiche Gebilde im Reptilienei eingeführte Name: „Nebenspermakern“ von mir übernommen worden.

Ich glaube, daß die Beweisführung RÜCKERT's und OPPEL's für die Identität der „Dotterkerne“ mit Nebenspermakernen, welche, wenigstens von RÜCKERT, nicht ohne Reserve gegeben wurde und auch neuerdings Zweifeln begegnet ist (E. H. ZIEGLER, TODARO), eine Stütze erfährt durch den Nachweis von Nebenspermakernen und deren Entwicklung im Amphibienei. Es ist sonach bei allen, dotterreiche Eier aufweisenden Wirbeltierstämmen ein Eintritt von Nebenspermakernen in das Ei wahrscheinlich. Daß damit eine Beteiligung am direkten Aufbau des Embryo stattfindet, ist bisher nicht nachgewiesen, aber auch höchst unwahrscheinlich. Dagegen läßt die Beziehung der Nebenspermakerne zum Eiplasma, wie sie besonders bei Selachiern in der Abgrenzung eines Zelleibes um die Kerne erkennbar ist (RÜCKERT), ein Vorgang, der auch beim Triton in einem Fall sich fand, und die mehrfache mitotische Teilung der fraglichen Kerne bei Selachier- und Reptilieneiern vermuten, daß die Polyspermie nicht nur ein Vorgang zur Sicherung der

1) In Gastrulastadien fand ich karyolytische Kerne, wie sie FLEMMING und HERMANN beschrieben und von denen DRÜNER (Beiträge zur Kenntnis der Kern- und Zelldegeneration und ihrer Ursache (Jen. Zeitschr., Bd. XXVIII, N. F. XXI) nachgewiesen hat, daß ihre Entstehung der zerstörenden Wirkung eines Parasiten, *Micrococcidium caryolyticum* DR., zuzuschreiben ist. Da die Infektion wohl kaum durch die gequollenen Gallerthüllen hindurch erfolgen kann, sondern wahrscheinlich im Mutterleib oder bei der Befruchtung stattfindet, ist bei Beobachtung von Degenerationsformen stets an parasitäre Wirkung zu denken. Doch sah ich in jungen Eiern den Parasiten nicht.

2) J. RÜCKERT, Über physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltieren. Anat. Anz., VII, S. 320.

3) A. OPPEL, Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39.

Befruchtung großer, dotterreicher Eier (im Sinne BOVERI's) ist, sondern außerdem für den Embryo eine weitere Bedeutung besitzt, die sich indessen vorläufig unserer Kenntnis entzieht.

Den Hauptunterschied der Nebenspermakerne der Amphibie von denen der Selachier und Reptilien, ihre amitotische Teilung gegenüber der mitotischen jener, will ich ausdrücklich hervorheben, wenn mir auch eine ausreichende Deutung fehlt. Die Kleinheit der polymorphen Kerne der Amphibien gegenüber der Größe analoger bei den beiden anderen Stämmen mag mit dem Unterschied der Kernteilung, dem Mangel der dort beobachteten Kernverschmelzung (E. H. ZIEGLER)<sup>1)</sup> u. a. zusammenhängen.

Ich kann dieses Kapitel über Abweichungen von der mitotischen Teilung nicht schließen, ohne auf einen vereinzelt Befund in einer einschichtigen Blastula hinzuweisen, den Fig. 28, Taf. XVII abbildet. In einem Blastomer findet sich ein scheibenförmiger Kern mit ovalem Querschnitt und zwei Sphären, deren Centren im vorhergehenden resp. folgenden Schnitt gelegen sind, ein Bild, das sich von anderen Kernen gleich weit entwickelter Zellen so wenig unterscheidet, daß ich es gleichzeitig als Beispiel für diese Kerne abbilde. Außerdem weist dieselbe Zelle ein Kernfragment auf von demselben wabigen Bau, wie ihn der große Kern besitzt, ohne daß eine zu ihm gehörige Sphäre nachweisbar wäre. Ich vermute, daß dieses Fragment durch Abschnürung aus dem großen Kern entstanden ist, und daß trotz dieser Fragmentierung das größere Kernstück einer normalen Mitose entgegengeht.

---

Zum Schluß möchte ich meinem hoch verehrten Lehrer und Chef, Herrn Hofrat Prof. M. FÜRBRINGER meinen Dank aussprechen für das stete, lebenswürdige Interesse, mit dem er meine Arbeiten verfolgte; manch wertvollen Wink für Deutung und Darstellung der Befunde ließ er mir zu teil werden.

Die lithographische Anstalt von A. GILTSCH bewies bei der Reproduktion der Zeichnungen von neuem die anerkannte Vorzüglichkeit ihrer Leistungen.

---

1) Über das Verhalten der Kerne im Dotter von meroblastischen Wirbeltieren. Ber. d. naturf. Ges., Freiburg 1894, S. 192.

Jena, im Februar 1895.

---

## Erklärung der Abbildungen

zu Tafel XIII—XVII.

Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des Zeichenprismas hergestellt. Der Abstand des Prismas vom Zeichenbrett schwankte je nach der Höhe des Okulars zwischen 30 und 32 cm.

Die meisten Figuren sind mit Benutzung des Zeiß'schen Apochrom. 2 mm, Apert. 1,30 hom. Immersion und Komp.-Ok. 4, 6, 8 und 12 entworfen, Fig. 8, Taf. XIII, mit Apochr. 16 mm, Apert. 0,30, Ok. 12, Fig. 36, Taf. XVII, mit demselben Objektiv und Ok. 6.

Die Figuren der Taf. XIV (mit Ausnahme von Fig. 15 u. 16) und Fig. 30, Taf. XVII, sind auf  $\frac{4}{5}$  der ursprünglichen Größe der Originalzeichnungen mit Hilfe der Photographie verkleinert, Fig. 36, Taf. XVII, auf  $\frac{1}{4}$  der Originalgröße.

In Fig. 11, Taf. XIV, sind die Konturen mit Hilfe des Prismas und Ok. 4 entworfen, alle Details mit Benutzung von Ok. 8 und 12 eingetragen. Die achromatische Substanz ist daher zu grob im Verhältnis zur Zellgröße gezeichnet.

### Tafel XIII.

Figg. 1—7 stellen Zellen von älteren, mehrschichtigen Blastulae dar (Eier mit bei 10-facher Vergr. stecknadelspitzgroßen Blastomeren), Fig. 8 ist der einschichtigen Blastula entnommen.

Fig. 1. Monaster, im längeren Zelldurchmesser stehend. Die Zugfäserchen und -bändchen sind an verschiedenen Stellen deutlich bis zu den Ansatzpunkten an den Chromosomen zu verfolgen; von den zahlreichen Stützfäsern der Centralspindel sind nur einige gezeichnet. Das Mikrocentrum des linken Spindelpols ist nicht deutlich sichtbar. (Vergr. 1 : 1900.)

Fig. 2. Jugendform der Spindel. Der nach dem oberen Tafelrand gelegene Teil derselben zeigt bei hoher, der entgegengesetzte bei tiefer Tubuseinstellung die größte Schärfe. Die Chromosomen liegen alle an einer Seite der Spindel, die meisten erst im folgenden Schnitt der Serie. Die Spindel hat also Nachenform, die Chromosomen gruppieren sich um den Kiel des Nachens, den „Druckbogen“, den die Figur in seiner rechten Hälfte besonders deutlich erkennen läßt. Am linken Spindelpol ein deutliches Centrosom. Spindelachse im kürzeren Zelldurchmesser. (Vergr. 1 : 1300.)

Fig. 3. Ein Pol eines Monasters so von der übrigen Spindelfigur, etwas schräg, abgehoben, daß man von der Äquatorialebene her in die Spindel in der Richtung auf den Pol hineinschaut. Das Polkörperchen ist bei tiefer Tubuseinstellung sichtbar. Die konzentrischen Ringe liegen innerhalb der Zugbändchen, also in der Spindel, und gehören wahrscheinlich den Stützfasern der Centralspindel an. Die Schleifenenden des oberen Chromosoms sind in das Spindelinnere hinein umgeschlagen. (Vergr. 1 : 1300.)

Fig. 4. Stadium der Zellruhe. Zwei Centrosomen im längeren Zelldurchmesser neben dem wurstförmigen Kern. Keine fibres réunissantes erkennbar. Die Strahlen gehen in großer Zahl an die Kernmembran, nicht deutlich zur Zellmembran. (Vergr. 1 : 1300.)

Fig. 5. Querschnitt eines Monasters auf der Höhe der Spannung. Äquatorialebene. Querschnitte von Zug- und Stützfasern, die nicht zu unterscheiden sind, und dazwischen, in der Äquatorialebene unregelmäßig zerstreut, solche von Zugbändchen. Die Chromosomen, nur zum geringen Teil außerhalb der Spindel gelegen und fast bis zur Spindelachse vordringend, unregelmäßig gewunden. Die Peripherie des Spindelquerschnittes nicht gleichmäßig, weist Lücken auf; sie ist kreisförmig. (Vergr. 1 : 1900.)

Fig. 6. Prophase. Die Sphären liegen an entgegengesetzten Seiten des wurstförmigen Kerns, in welchem das Chromatin schon zu Schleifen gesammelt ist. Das untere Mikrocentrum nicht deutlich. Die beiden Mikrocentren liegen im größeren Zelldurchmesser. Einzelne Radian reichen bis zur Zellmembran, viele gehen an die Kernmembran. Die Zugbändchen sind bereits vorhanden. (Vergr. 1 : 1900.)

Fig. 7. Beginn der Metakinese. Es ist nur der eine Spindelpol abgebildet, welcher zwei Centrosomen mit verschiedenen Systemen von Radian und konzentrischen Kreisen aufweist. Jedes Centrosom hat seine eigenen Radian und konzentrischen Kreise. Außerhalb letzterer sind Strahlen der Muttersphäre mit zwei konzentrischen Kreisen gelegen. Diese Radian sind von den Radian der Tochtersphären, besonders in der Gegend zwischen beiden Tochtersphären, zu unterscheiden, wo der Ursprung vom inneren der beiden konzentrischen Kreise der Muttersphäre zu sehen ist. Die rechte Sphäre weist ein undeutliches Centrosom auf, die linke läßt im Centrum ein (im Präparat) dunkelrotes Körperchen mit einem schwarzroten Punkt im Innern erkennen. (Vergr. 1 : 1900.)

Fig. 8. Spindel im Beginn der Metakinese. Die Spindelachse steht im kürzesten Zelldurchmesser, periklin. Der dem unteren Tafelrand genäherte Zellkontur gehört der Eioberfläche an. Die Strahlen der Polsonnen endigen im Protoplasma. (Vergr. 1 : 220.)

#### Tafel XIV.

Fig. 9 und 11 sind einer jungen, mehrschichtigen, Fig. 10 und 16 einer einschichtigen Blastula entnommen. Fig. 12—15 entstammen einer im wesentlichen einschichtigen Blastula, in welcher aber einige Zellen die Eioberfläche nicht mehr erreichten.

Fig. 9. Drei aufeinander folgende Schnitte einer Querschnittserie von 6 Schnitten durch eine jugendliche Spindel. Der zweite Schnitt ist in 9 b bei hoher, in 9 c bei tiefer Tubuseinstellung gezeichnet.

Fig. 9 a. Centrosom mit Polstrahlung. Die Radien endigen im Protoplasma und dringen kaum zwischen die Dotterkrystalloide ein.

Fig. 9 b. Im Innern Querschnitte von Zug- und Stützfäserchen, welche, voneinander nicht unterscheidbar, zum Kerne ziehen. Den Spindelmantel nehmen Querschnitte grober und feiner Stützfäsern, untermischt mit Körnchen, ein. Diese Fasern ziehen außerhalb des Kerns von Pol zu Pol.

Fig. 9 c. Spindelmantel derselbe. Doch ist er an einer Seite unterbrochen. Er umfaßt ein Feld grober Brocken, in welche hinein sich die Fasern der centralen Partie der Fig. 9 b verfolgen lassen: Reste der Kernmembran.

Fig. 9 d. Spindelmantel noch weiter aufgespalten. Kern von ovalem Umriß, von der Kernmembran vielleicht in den unteren dunklen Partien noch Fetzen vorhanden. Die Chromosomen in Längsspaltung begriffen. Zwischen ihnen Querschnitte von Stütz- und Zugfäserchen wie in Fig. 9 b, aber dicker als dort.

Fig. 9 a entspricht etwa Schnitt I in Schema 41, Taf. XVII, 9 b u. c Schnitt II, 9 d Schnitt III ebendort. (Vergr. 1:1520; Orig. 1:1900.)

Fig. 10. Beginn der Anaphase. Querschnitt durch einen Pol. Das Mikrocentrum ist weggelassen; es liegt im Schnitt über den Kernbläschen. Am anderen Pol die Chromosomen zum größten Teil noch unverändert erhalten. Die Polstrahlung dringt weit in den Dotter ein und erreicht die Zellmembran. (Vergr. 1:1040, Original 1:1300.)

Fig. 11. Ende der Anaphase. Es bestehen noch Reste der Spindel. Die Zellscheidewand ist im Entstehen. Die Tochterkerne sind durchlocht, wie aus den vorhergehenden und folgenden Schnitten der Serie ersichtlich ist. Am oberen Pol ist die optische Ebene, in welcher die Centrosomen liegen, abgebildet, am unteren zeigt eine Ebene oberhalb der Centrosomen die Polstrahlung im Durchschnitt als feines Netzwerk. Die obere linke Sphäre hat im Centrum ein dunkelrotes Körperchen mit schwarzrotem Punkt im Inneren. Die Radien erreichen überall die Zellmembran und enden hier fast ausschließlich in den Ausbuchtungen der bei der Konservierung entstandenen Falten derselben. (Vergr. 1:480, Original 1:600.)

Fig. 12. Ruhender Kern, dessen Kuppe, vom Messer abgehoben, allein zu sehen ist. Zwischen den Polstrahlen liegt eine Anzahl kleiner Dotterpartikelchen. Eine gewellte und eine winklig gebogene Faser oberhalb ersterer reichen jederseits bis dicht an das Centrum der Sphäre heran: fibres bipolaires. (Vergr. 1:1040, Original 1:1300.)

Fig. 13. Langer, wurstförmiger Kern, von wabigem Bau. Das Centrum der linken Sphäre liegt im folgenden Schnitt, unter dem Ende des Kerns. Die Strahlen der Sphären dringen kaum in den Dotter ein und enden weit von der Zellmembran im Protoplasma. Am anderen Ende derselben Zelle liegt noch ein gleich gestalteter Kern, neben welchem Sphären und krümelige Protoplasamassen wie hier, aber in gerade umgekehrter Lage (spiegelbildlich) sich finden. Außer

den Krümeln ist von der Mutterspindel nichts erhalten. (Verg. 1 : 1040, Original 1 : 1300.)

Fig. 14. Wabig gebauter Lochkern im optischen Querschnitt. Im Kernloch krümelige Reste der Mutterspindel. Der Kern erstreckt sich durch mehrere Schnitte und ist rundlich-scheibenförmig. Sphärenstrahlen wie in Fig. 13. (Verg. 1 : 1040, Original 1 : 1300.)

Fig. 15. Metakinese. An jedem Pol liegt ein Centrosom im Schnitt; an beiden liegt das andere im folgenden Schnitt. Die Chromosomen liegen innerhalb der Stützpindel; denn auch außerhalb der Schleifen ziehen Stützfaser von einem Pol zum anderen, wie der obere Teil der Figur zeigt. (Verg. 1 : 600.)

Fig. 16. Ruhender Kern mit Sphären an entgegengesetzten Polen. Der rechte Pol ist eingebuchtet. Von dem Trichter läuft eine Furche, deren Boden die Figur darstellt, an der Seitenwand des Kerns herab. Das Centrum der rechten Sphäre liegt im folgenden Schnitt. Die Strahlen der Sphären dringen kaum in den Dotter ein und enden weit von der Zellmembran im Protoplasma. Der Kern ist wabig gebaut. Die Wabenwände zum Teil verdickt; in ihnen liegt das Chromatin. (Verg. 1 : 1300.)

### Tafel XV.

Sämtliche Figuren sind der einschichtigen Blastula (Eioberfläche wie in Fig. 25) entnommen.

Fig. 17. Prophase. Die Bilder der verschiedenen optischen Ebenen des Schnittes sind in der Zeichnung vereinigt. Die Chromatinschleifen besitzen kleine Spitzchen, liegen zum Teil der Kernmembran ganz an, zum Teil spannen sie sich von einem Ende des Kerns zum anderen in der Richtung der Verbindungslinie der Centrosomen quer durch das Kerninnere aus. Von dem wabigen Kernplasma sind nur die Knotenpunkte sichtbar. Das Centrum der linken Sphäre liegt im vorhergehenden Schnitt der Serie. Die Kernmembran ist an einander gegenüberliegenden Seiten eingefaltet. Die Radien dringen in diese Trichter ein (siehe rechte Polsonne) und reichen bis zur Kernmembran. Sie endigen frei im Protoplasma und schieben sich nur wenig in den Dotter hinein. (Verg. 1 : 1300.)

Fig. 18. Beginn der Metaphase. Von der Kernmembran bestehen nur noch Fetzen. Die achromatischen Elemente treten durch diese, ohne daß eine größere Lücke sichtbar wäre, hindurch. An einzelnen Chromatinschleifen sieht man die Ansatzpunkte der Zugbändchen und einzelnen Zugfasern. Durchlaufende Stützfaser. Von den Polen der Sphären liegt der eine im vorhergehenden, der andere im folgenden Schnitt. Polstrahlung wie bei Fig. 17. (Verg. 1 : 1300.)

Fig. 19. Monaster. Die Chromosomen haben unregelmäßige S- und C-Form und liegen mit den größeren Schleifenschenkeln äquatorial. Die Polsonnen, wie in 17 und 18, nur im Kontur gezeichnet. (Verg. 1 : 1300.)

Fig. 20. Ende der Metakinese. Spindelachse in der Pfeilrichtung. Zwei Sphären mit zahlreichen konz. Kreisen. Das Centrum



aus einem blaßroten Körper mit schwarzrotem Punkt im Innern bestehend. Das eine Centrosom liegt im folgenden Schnitt. Chromosomen nach dem Pol zu divergierend, länger und dünner als in den vorhergehenden Stadien der Mitose. Am anderen Pol ebenso, doch liegen dort die Chromo- und Centrosomen in einer zu der Bildfläche senkrechten, durch die Spindelachse gehenden Ebene. Innerhalb der konz. Kreise liegen kleine Dotter- und Pigmentkörnchen. Die Polstrahlung durchzieht die ganze Zelle und erreicht vielfach die Zellmembran. (Vergr. 1 : 1300.)

Fig. 21. Prophase. Kernmembran noch vorhanden. Trotzdem von Pol zu Pol verlaufende Stütz- und Zugfasern entwickelt. Zugbändchen noch nicht mit Sicherheit zu erkennen. Links oben und rechts in der Mitte der Kernmembran kleine Lücken. An anderen Stellen treten die Radian durch die Membran ohne sichtbare Lückenbildung. Im Kerninnern sind sie dicker und körniger als außerhalb des Kerns. Chromosomen liegen in der Richtung der Spindelachse, mit rauher Oberfläche. Das Centrosom der rechten Sphäre nicht deutlich, das der linken im vorhergehenden Schnitt. Polstrahlung wie in 17, 18 u. 19. (Vergr. 1 : 1300.)

#### Tafel XVI.

Sämtliche Figuren gehören zur einschichtigen Blastula.

Fig. 22. Zwei aufeinander folgende Schrägschnitte durch einen Monaster. Der erste Schnitt hat den einen Pol und die äußersten Chromosomen abgehoben. Er ist in Fig. 22 a von der einen (Spindelaußenseite), in Fig. 22 b von der anderen Seite (vom Spindelinnern aus gesehen) abgebildet. Fig. 22 c der zweite Schnitt.

Fig. 22 a. Grobe und feine Stützfasern, die von Pol zu Pol ziehen. Am unteren Ende der Figur Querschnitte von Fasern, die den Pol nicht erreichen. Polkörperchen nicht deutlich. Polstrahlung wie in Fig. 17, 18, 19, 21.

Fig. 22 b. Vorwiegend Zugbändchen und -fäserchen, nur wenige Stützfasern. Ansatzpunkte der Zugelemente an den Chromosomen sichtbar. Die Querschnitte der frei endigenden Fasern am unteren Ende der Figur gehen ohne Grenze in die der Stützfasern über. Polstrahlung nur im Kontur gezeichnet.

Fig. 22 c. Die Chromosomen zum Teil in Längsspaltung begriffen, undeutlich S- und C-förmig, mit den größeren Schleifenpartien axial gestellt. Ein Chromosom dem oberen Pol stark genähert, durch beide Schnitte zu verfolgen, halb äquatorial stehend. Polsonne nur im Kontur. (Vergr. 1 : 1300.)

Fig. 23. Monaster. Polsonne von oben gesehen. Das Centrosom gerade geteilt. Polstrahlung nur wenig in den Dotter eindringend. (Vergr. 1 : 1300.)

Fig. 24. Querschnitt durch einen Monaster. Chromosomen in Längsspaltung begriffen, quer getroffen. Um jedes Chromosom ein heller Hof. Im Centrum dunkler Hof von dicht gedrängten Faserquerschnitten. In der Peripherie dieselben lockerer angeordnet und

mit Körnchenbildungen vermischt. Ganz außen schräg getroffene, nur einen Pol erreichende Fasern. (Vergr. 1 : 1300.)

Fig. 25. Einschichtige Blastula. a vom animalen, b vom vegetativen Pol. (Vergr. 1 : 10.)

Fig. 26. Monaster. Querschnitt wie Fig. 24. Die äußeren Fasern wechseln in ihrer Anordnung. (Vergr. 1 : 1300.)

Fig. 27. Querschnitt (etwas schräg) durch einen Kern in Prophase (entsprechend Fig. 21). Chromosomen- und Faserquerschnitte unregelmäßig durch das Kerninnere verteilt. Von der oberen Kernwand sind die tiefsten Stellen ihrer Einbuchtungen als Streifen und Linien im Schnitt sichtbar. (Vergr. 1 : 1300.)

### Tafel XVII.

Fig. 28. Zwei Kerne in einem Blastomer der einschichtigen Blastula. Der größere mit zwei Sphären an den Enden des scheibenförmigen, auf dem Querschnitt wetzsteinförmigen Kerns. Das Centrosom der einen im vorhergehenden, das der anderen im folgenden Schnitt. Polstrahlen an der Seite des Kerns deutlich, auf welcher das kleinere Kernfragment liegt. (Vergr. 1 : 600.)

Fig. 29. Nebenspermakern aus dem ungefurchten Ei. Beginn der Fragmentation. Die Sphäre liegt am Eingang des Trichters. Centrosom undeutlich. Konz. Kreise. (Vergr. 1 : 900.)

Fig. 30. Nebenspermakern aus dem Makromer eines Eies von 8 Furchungskugeln. Der Kern besteht aus einer Reihe von Bläschen, die um die Sphäre herumliegen. Im folgenden und vorhergehenden Schnitt weitere Bläschen, die zum Teil durch die Polstrahlen von den abgebildeten (siehe oberen und unteren Teil der Figur) getrennt sind. Centrosom undeutlich. Das Innere der Bläschen mit strangartig angeordneten, blaßroten Massen gefüllt. Die Membran an einzelnen Stellen (außen) verschwunden. (Vergr. 1 : 1520, Original 1 : 1900.)

Fig. 31. Schematischer Längsschnitt durch eine Spindel älterer Blastula-, Gastrula- oder Hodenzellen im Beginn der Metakinese (nur die Hälfte der Spindel gezeichnet). Die Stützfasern punktiert, die Zugfasern glatt: Centralstützspindel und Mantelzugfasern.

Fig. 32. Desgl. durch eine Spindel der *Euglypha alveolata*. Im Innern der Spindel sind C- und S-förmig gebogene Chromosomen aufgetreten (es sind nur solche aus dem oberen Quadranten gezeichnet; nach SCHEWIAKOFF).

Fig. 33. Desgl. durch eine Spindel der einschichtigen Blastula. Die  $\infty$ -Chromosomen liegen alle in der Spindel. Die Stützfasern liegen außen (äußere oder Mantelstützspindel; innere oder Centralzugfasern).

Fig. 34. Schematischer Querschnitt durch die Spindelanlage bei jungen, mehrschichtigen Blastulae. Der Kern ist als Ganzes in die Spindelanlage hineingezogen. Die Stützspindelanlage umfaßt mantelartig den Kern.

Fig. 35. Schematischer Querschnitt durch die Spindelanlage bei älteren, mehrschichtigen Blastulae, Gastrulae, Hodenzellen. Der Kern ist aufgelöst. Die Chromosomen werden einzeln um die Spindelanlage

(Druckbogen) herumgezogen. Die Kernhöhle umfaßt mantelartig die Spindelanlage (nach DRÜNER).

Fig. 36. Querschnitt, durch den animalen und vegetativen Pol einer einschichtigen Blastula gelegt. Konturzeichnung. (Vergr. 1:25; Original 1:100.)

Fig. 37. Schematischer Querschnitt durch einen Monaster der Tritongastrula und des Salamanderhodens. Chromosomen außerhalb der achromatischen Fasern, mit dem Schleifenwinkel nach der Spindelachse gerichtet (nach DRÜNER).

Fig. 38. Desgl. bei der älteren, mehrschichtigen Blastula. Chromosomen in der ganzen Äquatorialebene zerstreut, z. T. zwischen den achromatischen Fasern, unregelmäßig gewunden.

Fig. 39. Desgl. bei *Ascaris megalocephala*. Chromosomen unregelmäßig gewunden. Keine von Pol zu Pol gehenden achromatischen Elemente.

Fig. 40. Schema der axialen Einstellung der Chromosomen mit ihren Zugfasern (glatt gezeichnet) im Centrum des Monasters auf der Höhe der Spannung (einschichtige Blastula), Stützfasern (punktiert) im Mantel der Spindel gelegen. Die äußersten Stützfasern sind auseinandergerissen.

Fig. 41. Schema der Spindelanlage bei der jüngeren, mehrschichtigen Blastula (dazu gehöriger Querschnitt Fig. 34), der Kern wird von den (glatten) Zugfasern in das Centrum der (punktierten) Stützfasern hineingezogen. Die stärkst gebogenen Stützfasern sind gerissen. Die Abschnitte I, II, III entsprechen den Schnitten der Serie 9, Taf. XIV.

---

# Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula.

Von

Dr. H. Braus,

Assistent am Anatomischen Institut zu Jena.

---

R. SEMON<sup>1)</sup> hat beim Ceratodusei während der Gastrulation vor dem Auftreten der bekannten Rückenrinne (Primitivrinne) das Vorhandensein einer zackigen Naht (Urmundnaht [SEMON]) beobachtet. Diese beginnt am Urmund, welcher zu dieser Zeit die Form eines Schlitzes besitzt, dessen Längsausdehnung in einem Meridian des Eies und zwar unterhalb des Äquators auf der ventralen Eiseite gelegen ist. Sie reicht bis zum queren Verbindungswulst der beiden Medullarwülste.

Auf Grund der vorhandenen Literatur (v. ERLANGER, VAN BAMBEKE) hat SEMON auch für Amphibien das Vorhandensein einer ähnlichen Naht postuliert.

Im vergangenen Frühjahr habe ich besonders bei Eiern von Triton alpestris LAUR. auf das Bestehen einer solchen Bildung geachtet und die Urmundnaht oder, wie man sie indifferenter, nach ihrer Lage bezeichnen kann, Rückennaht in derselben deutlichen Ausbildung wie beim Ceratodusei gefunden.

Ich wandte folgende Methode an. Ein Tritonei wird dann, wenn der Dotterpfropf anfängt kleiner zu werden, mit dem Blatt

---

1) SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Bd. I, S. 29: Die äußere Entwicklung des Ceratodus Forsteri.

oder Stengelteil der Wasserpflanze, an welchem es vom Tritonweibchen selbst angeklebt ist, dem Aquarium entnommen, der Pflanzenteil mit einer Insektennadel so an einem Holzstab befestigt und in ein kleines Glasgefäß mit häufig erneuertem Wasser gebracht, daß das Blatt- oder Stengelstück die Wasseroberfläche berührt, das Ei auf der Unterseite der Pflanze ins Wasser hineinhängt. Die Beobachtung der Unterseite des Eies (und auf dieser spielen sich, wie bekannt, hauptsächlich die Vorgänge ab, die für uns in Betracht kommen) ist nun möglich, wenn man in das Wasser einen gewöhnlichen Kehlkopfspiegel bringt. Bei einiger Übung gelingt es, den Spiegel so ruhig zu halten, daß man das Bild in demselben mit einer Lupe (BRÜCKE'schen Präparierlupe) betrachten kann. Diese Methode hat den Vorteil, daß man das lebende Ei in möglichst natürlichen Bedingungen, ohne es zu berühren oder zu quetschen, durch beliebig lange Zeiträume hindurch in seiner Entwicklung beobachten kann. Andererseits bringt der Kehlkopfspiegel durch geringe Drehungen nach Wunsch jede Seite des Eies zur Anschauung und gestattet, ähnlich wie bei der Kehlkopfuntersuchung, dieselbe mit Hilfe natürlichen oder künstlichen Lichts (AUER'sches Glühlicht) zu beleuchten. Der obere Pol des Eies bietet nichts Bemerkenswerthes, kann aber auch jeder Zeit betrachtet werden, wenn man den Holzstab so rotiert, daß das Ei zuoberst liegt. Es dreht sich dann sofort in seinen Gallert-hüllen um und wendet von selbst dem Beobachter die gewünschte Seite zu.

Beginnen wir nun die Beschreibung mit einem Ei, dessen Urmund als Schlitz in einem Eimeridian auf der ventralen Seite liegt und dessen Oberfläche keinerlei Einbuchtungen oder Streifen zeigt (9,30 h. a. m.). Nach einiger Zeit bemerkt man einen blassen verwaschenen Streifen, der vom dorsalen Urmundende aus eine kurze Strecke bis über den Eiäquator sich verfolgen läßt (10 h. a. m.). Derselbe verbreitert sich und bei seitlicher Betrachtung namentlich erkennt man, daß er eine seichte Furche oder Rinne darstellt, welche die Rückenfläche des Eies abplattet (11,45 h. a. m.) Allmählich wird diese Rinne (die Rückenrinne) länger, bis zur dreifachen Urmundlänge. In der Nähe des Urmundes ist die Vertiefung kaum nachweisbar; man sieht hier nur einen verwaschenen Streifen, welcher in die aboral an Deutlichkeit immer mehr zunehmende Rinne übergeht (1 h. p. m.). In der Rinne tritt, im Zusammenhang mit dem dorsalen Urmundende, die Rückennaht auf, die als feine, gezackte Linie auf dem Grunde der Rinne liegt

und nicht ganz bis ans Ende derselben reicht (2,45 h. p. m.). Gleichzeitig bemerkt man an den seitlichen Eiwänden eine geringe Vertiefung, welche die Anlage der Medullarwülste von der ventralen Eioberfläche sondert (3,45 h. p. m.). Rinne und Naht werden länger (7fache Urmundlänge) und reichen bis an den queren Medullarwulst, der eben sichtbar ist. Das Ei ist nicht mehr rund, sondern in dorsoventraler Richtung kürzer als in einer vom Urmund zum entgegengesetzten Eipol reichenden Linie (4,45 h. p. m.). Die Rückennaht sieht man nur mehr bei gerader Aufsicht, in Seitenansicht verschwindet sie in der Tiefe der Rinne, welche die Rinnenränder dem Auge entziehen. Nur in der nächsten Nähe des Urmundes liegt sie fast ganz in Höhe der Eioberfläche (in einer Ausdehnung von der ein- bis zweifachen Urmundlänge).

Die Medullarwülste werden nun deutlicher, sie werden länger und ebenso Rückenrinne und -naht, die Medullarwülste rücken zusammen und verengern das zwischen ihnen liegende Gebiet immer mehr, auf welchem bis zum Schluß des Medullarrohrs die Rückennaht mehr oder minder deutlich sichtbar bleibt.

Die Einzelheiten dieses Entwicklungsganges wurden an vielen Eiern kontrolliert nach Entfernung der Gallerthüllen mit dem Rasiernmesser <sup>1)</sup> in dem Moment, in welchem das Ei das gewünschte Entwicklungsstadium erreicht hatte. Die Fixierung und Konservierung schloß sich sofort an.

Schnittserien durch Eier in den verschiedenen Stadien ließen bisher nur das mit Sicherheit erkennen, daß zu der Zeit, wo die Rückennaht nur eine geringe Strecke weit vom Urmund auf die Rückenfläche verläuft, der Urdarm schon bis zum aboralen Ende des Eies sich erstreckt.

Die Rückennaht ist also kein Konservierungsprodukt, sondern, wie sich durch Beobachtung des lebenden Eies erkennen läßt, eine natürliche Erscheinung der normalen Entwicklung. Diese Thatsache wollte ich feststellen, ohne hier auf eine Deutung der Naht einzugehen. Beim *Ceratodus*- und *Tritonei* ist sie sicher, bei den Eiern der Anuren nach den Abbildungen von ERLANGER's <sup>2)</sup> höchst wahrscheinlich vorhanden.

1) Siehe H. BRAUS, Zellteilung und Wachstum des *Tritoneies*, in diesem <sup>3</sup>Bd., S. 445.

2) R. v. ERLANGER, Über den Blastoporus der anuren Amphibien. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. IV, 1891.

**Jahresbericht**  
der  
**Medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft**  
**zu Jena**

für das Jahr 1894 erstattet von

**Prof. Dr. A. Gärtner,**  
d. Z. I. Vorsitzenden.

---

Während des Jahres 1894 sind 15 Gesamtsitzungen und 10 Sitzungen der Sektion für Heilkunde abgehalten worden.

Die Zahl der Vorträge und Demonstrationen in den Gesamtsitzungen beträgt 19, in den Sitzungen der Sektion für Heilkunde 27.

1. Gesamtsitzung am 12. Januar.

Herr RIEDEL: Über Tuberkulose in Knochen und Gelenken.

1. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 18. Januar

Herr H. HAECKEL: Über Brustdrüsentumoren.

„ MATTHES: Tuberkulose oder Lues des Gesichts.

„ ZIEHEN: Fall von sensibler Lähmung des Armes.

2. Gesamtsitzung am 26. Januar.

Herr DETMER: Einwirkung des Lichtes auf die Pflanzenatmung.

„ SKUTSCH: Über Laparotomie.

2. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 1. Februar.

Herr PURRUCKER: Demonstration eines Falles von Osteosarkom.

„ WITZEL: Über Zahncysten.

„ RIEDEL: Fall von Nierentumor.

## 3. Gesamtsitzung am 9. Februar.

Herr H. HAECKEL: Entwicklungsgeschichtlich interessante Geschwülste.

„ AUERBACH: Eine optische Täuschung.

## 3. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 15. Februar.

Herr KESSEL: Vordere Tenotomie und Extraktion des Steigbügels.

„ PURRUCKER: Fall von Exstirpation des Kehlkopfes.

## 4. Gesamtsitzung am 23. Februar.

Herr GÄRTNER: Über Desinfektion der Fäkalien.

## 4. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 1. März.

Herr SCHULTZE: Demonstration eines Neugeborenen mit Facialislähmung u. Krampf des Sternocleidomastoideus.

„ GUMPRECHT: Demonstration von Stereoskop-Photographien u. Zeichnungen eines Syphilids.

„ MATTHES: Krankenvorstellungen.

„ SKUTSCH: Demonstration von Carcinom.

## 5. Gesamtsitzung am 27. April.

Herr E. HAECKEL: Stammesgeschichte der Protisten.

## 6. Gesamtsitzung am 11. Mai.

Herr WALTHER: Über Deflation und Sandgebläse in Ägypten und im Hererolande.

## 7. Gesamtsitzung am 1. Juni.

Herr BIEDERMANN: Über elektromotorische Wirkungen des Magens.

## 5. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 7. Juni.

Herr WITZEL: Über Replantation extrahierter Zähne.

„ WAGENMANN: Tuberkulose der Thränendrüse, Eindringen eines Glassplitters in die vordere Kammer.

„ SKUTSCH: Fall von Symphyseotomie.

## 8. Gesamtsitzung am 15. Juni.

Herr SEMON: Embryonalhüllen der höheren Säugetiere.

## 6. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 21. Juni.

Herr ZIEHEN: Poliomyelitis chronica anterior.

„ BREITUNG } Fälle von Lues.

„ CORDUA }

## 9. Gesamtsitzung am 29. Juni.

Herr ABBE: Über neue Doppelfernröhre mit Demonstrationen.

## 10. Gesamtsitzung am 13. Juli.

Herr STAHL: Über Transpiration und Assimilation der Pflanzen.



## 11. Gesamtsitzung am 27. Juli.

Herr REGEL: Die Verbreitung der Amphibien und Reptilien in Thüringen.

## 12. Gesamtsitzung am 2. November.

Herr GÄRTNER: Über künstliche und natürliche Immunität, Heilserum.

## 7. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 8. November.

Herr SCHULTZE: Extrauterinschwangerschaft.

„ MATTHES: Demonstration eines Falles von Myositis ossificans.

## 13. Gesamtsitzung am 16. November.

Herr E. HAECKEL: Über die Entwicklungsgeschichte der Weichtiere.

## 8. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 22. November.

Herr MÜLLER: Pathologisch-anatomische Demonstrationen.

## 14. Gesamtsitzung am 1. Dezember.

Herr MATTHES: Über Albumoseneinwirkung auf tuberkulöse Prozesse.

„ EBER: Über die sog. Tuberkulin- und Malleinreaktion.

## 9. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 6. Dezember.

Herr OVERWEG: Vorstellung zweier Soldaten mit angeborenem Defekt des r. Pect. maj. und mit Atrophie der linken Schultermuskulatur.

„ WAGENMANN: Resektion des Sehnerven.

„ RIEDEL: Oesophagotomie.

„ STINTZING: Cyste im Großhirn.

## 15. Gesamtsitzung am 14. Dezember.

Herr v. BARDELEBEN: Über einige neue Schädelknochen beim Menschen.

„ WINKLER: Über Sonnenflecken.

## 10. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 20. Dezember.

Herr SKUTSCH: Symphyseotomie.

„ KREHL: Herzerkrankungen bei Masturbanten.

Geschäftliches kam in diesem Jahre, nachdem im Vorjahre eine Anzahl wichtiger Neuerungen ein- und durchgeführt war, nur insofern vor, als in der Sitzung vom 1. Dezember einige Ausführungsbestimmungen angenommen wurden:

Die Abonnementsexemplare gehen an den zweiten Vorsitzenden zur Verteilung und Einziehung der Beträge.

Der Redakteur giebt dem Verleger die Zahl der zu druckenden Jahresberichte an; die gedruckten Exemplare gehen an den zweiten Vorsitzenden zur Verteilung an die Mitglieder.

Der Verleger macht dem jeweiligen ersten Vorsitzenden Mitteilung von dem Erscheinen jeder Drucksache durch Übersendung eines Exemplares derselben.

Am 16. Februar beging der Herr Kollege E. HAECKEL seinen 60. Geburtstag. Die Gesellschaft beschloß in ihrer Sitzung vom 9. Februar 1894, den allverehrten Jubilar zu ihrem Ehrenmitgliede zu machen, und beauftragte den ersten Vorsitzenden, an dem Tage der Feier das Diplom im Namen der Gesellschaft zu überreichen.

In dem Tauschverkehr trat eine wesentliche Änderung nach den durchgreifenden Veränderungen des Vorjahres nicht ein, nur wurde mit einer Reihe von Gesellschaften eine Ausfüllung der gegenseitig vorhandenen Lücken angestrebt und zum Teil erreicht.

Während des Jahres ist erschienen:

Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. 28, Heft 3 u. 4.

Bd. 29, Heft 1 u. 2.

Denkschriften der Med.-Naturw. Gesellschaft, Bd. 4, Lieferung 1.

Bd. 8, Lieferung 1.

Beide Lieferungen sind Teile der „Zoologischen Forschungen in Australien und dem Malayischen Archipel von R. SEMON-Jena.“

Da nur einem Teile der Mitglieder der vorjährige Jahresbericht hat zugestellt werden können, so möge hier nochmals die Liste der Gesellschaften und Redaktionen abgedruckt werden, deren Publikationen die Medizinisch-naturwissenschaftliche Gesellschaft teils im Tauschverkehr, teils als Geschenke erhält:

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
------	--	------------

#### Deutsches Reich.

1) Berlin	Physiologische Gesellschaft	Verhandlungen.
2) "	" "	Centralblatt für Physiologie.
3) "	Medizinische Gesellschaft	Verhandlungen.
4) "	Gesellschaft naturf. Freunde	Sitzungsberichte.
5) Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
6) Breslau	Schlesische Gesellschaft f. Vater- ländische Kultur	Jahresberichte.
7) Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
8) Erlangen	Physik.-med. Societät	Sitzungsberichte.
9) Frankfurt a. M.	Senkenbergische naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
10) "	" "	Berichte.
11) "	" "	Kataloge.
12) Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
13) Gießen	Zoologische Jahrbücher, Abt. für	Systematik etc.
14) "	" " Abt. für	Ontogenie etc.
15) Halle	Kaiserl. Leopold.-Carol. Akademie der Naturforscher	Verhandlungen.
16) "	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
17) "	" "	Berichte.

Ort:                      Name der Gesellschaft                      Schriften:  
oder der Redaktion:

- |                       |  |                   |
|-----------------------|--|-------------------|
| 18) Hanau             | Wetterauische Gesellschaft für die<br>gesamte Naturkunde     | Berichte.         |
| 19) Heidelberg        | Morphologisches Jahrbuch.                                    |                   |
| 20) Kassel            | Botanisches Centralblatt                                     |                   |
| 21) "                 | Verein für Naturkunde  | Berichte.         |
| 22) Königsberg i. Pr. | Physikal.-ökonomische Gesellsch.                             | Schriften.        |
| 23) Lübeck            | Geograph. Gesellschaft und Natur-<br>histor. Museum          | Mitteilungen.     |
| 24) Lüneburg          | Naturwissensch. Verein f. Lüneburg                           | Jahreshefte.      |
| 25) München           | K. B. Akademie d. Wissenschaften,<br>Math.-physik. Classe    | Abhandlungen.     |
| 26) "                 | " "  | Sitzungsberichte. |
| 27) "                 | Ärztlicher Verein  | Sitzungsberichte. |
| 28) Münster           | Westfälischer Provinzialverein für<br>Wissenschaft und Kunst | Jahresberichte.   |
| 29) Reinerz           | Schlesischer Bädertag  | Verhandlungen.    |
| 30) Wernigerode       | Naturwissensch. Verein d. Harzes                             | Schriften.        |
| 31) Wiesbaden         | Nassauischer Verein f. Naturkunde                            | Jahrbücher.       |
| 32) Würzburg          | Physikalisch-medic. Gesellschaft                             | Sitzungsberichte. |

#### Österreich-Ungarn.

- |              |   |                              |
|--------------|---|------------------------------|
| 33) Budapest | Ungarische Akademie der Wissen-<br>schaften             | Math. - Naturw.<br>Berichte. |
| 34) Graz     | Naturw. Verein f. Steiermark                            | Mitteilungen.                |
| 35) Krakau   | Akademie der Wissenschaften                             | Anzeiger.                    |
| 36) Prag     | K. Böhmisches Gesellschaft der<br>Wissenschaften        | Abhandlungen.                |
| 37) "        | " "   | Sitzungsberichte.            |
| 38) "        | " "   | Jahresberichte.              |
| 39) Triest   | Società Adriatica di Scienze Na-<br>turali              | Bollettino.                  |
| 40) Wien     | Kais. Akad. der Wissenschaften,<br>Math.-naturw. Classe | Denkschriften.               |
| 41) "        | " "   | Anzeiger.                    |
| 42) "        | K. K. Geologische Reichsanstalt                         | Jahrbuch.                    |
| 43) "        | " "   | Verhandlungen.               |
| 44) "        | K. K. Zoolog. Botan. Gesellsch.                         | Verhandlungen.               |

#### Schweiz.

- |          |  |                |
|----------|--|----------------|
| 45) Bern | Schweizer. Naturforsch. Gesellsch.             | Denkschriften. |
| 46) "    | " "  | Verhandlungen. |
| 47) "    | " "  | Compte Rendu.  |
| 48) "    | Naturforschende Gesellschaft                   | Mitteilungen.  |
| 49) Genf | Institut National Génevois                     | Mémoires.      |
| 50) "    | " "  | Bulletin.      |
| 51) "    | Société de physique et d'histoire<br>naturelle | Mémoires.      |

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
------	--	------------

Italien.

52) Bologna	Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna	Memorie.
53) "	"	Rendiconto.
54) Florenz	Società botanica Italiana	Nuovo Giornale.
55) "	"	Bullettino.
56) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
57) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
58) "	"	Rendiconti.
59) "	Zoologische Station	Mitteilungen.
60) Perugia	Accademia medico-chirurgica	Atti e Rendiconti.
61) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti.
62) "	"	Processi verbali.
63) Turin	Archives Italiennes de Biologie.	
64) "	Archivio per le Scienze Mediche.	
65) "	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
66) "	"	Atti.
67) "	"	Osservazioni meteorologiche.

Frankreich.

68) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
69) "	"	Mémoires.
70) Marseille	Musée d'histoire naturelle (Zoologie)	Annales.
71) Paris	Musée d'histoire naturelle	Archives.
72) "	Société zoologique de France	Mémoires.
73) "	"	Bulletin.

Belgien.

74) Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts	Bulletins.
75) "	"	Annuaire.
76) Löwen	La Cellule.	
77) Lüttich	Archives de Biologie.	

Holland.

78) Amsterdam	K. Akademie van Wetenschappen Wis- en natuurkundige Afdeeling	Verhandelingen.
79) "	"	Verslagen.
80) "	"	Jaarboek.
81) "	K. Zoologisch Genootschap Natuur- artis magistra	Bijdragen.
82) "	"	Tijdschrift.
83) s' Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
84) Haarlem	Musée Teyler	Archives.

Ort:                      Name der Gesellschaft                      Schriften:  
oder der Redaktion:

85) Haarlem                      Musée Teyler                      Catalogue.

86) Leiden                      Nederlandsche Dierkundige Ver-  
eeniging                      Tijdschrift.

Großbritannien.

87) Cambridge                      Philosophical Society                      Transactions.

88)                      "                      "                      Proceedings.

89) Dublin                      The R. Dublin Society                      Transactions.

90)                      "                      "                      Proceedings.

91) Edinburgh                      Royal Society                      Transactions.

92)                      "                      "                      Proceedings.

93)                      "                      R. Physical Society                      Proceedings.

94)                      "                      R. College of Physicians                      Reports.

95) London                      Linnean Society                      Transactions.

96)                      "                      "                      Journal.

97)                      "                      R. Microscopical Society                      Journal.

98)                      "                      Royal Society                      Philos. Transac-  
tions.

99)                      "                      "                      Proceedings.

100)                      "                      Zoological Society                      Transactions.

101)                      "                      "                      Proceedings.

102) Oxford                      "                      Quarterly Journal of Microscopical Science.

Dänemark.

103) Kopenhagen                      K. Danske Videnskaberne Selskab Skrifter.

104)                      "                      "                      "                      "                      Oversicht.

Norwegen.

105) Christiania                      Norske Medicinske Selskab                      Forhandlinger.

106)                      "                      "                      "                      Norsk Magazin.

107)                      "                      Archiv for Mathematik og Naturvidenskab.

Schweden.

108) Stockholm                      Nordiskt Medicinskt Arkiv.

109)                      "                      Svenska Läkare Sällskap                      Hygiea.

110)                      "                      "                      "                      Förhandlingar.

111)                      "                      K. Svenska Vetenskap-Akademie                      Handlingar.

112)                      "                      "                      "                      Öfversigt.

113)                      "                      "                      "                      Bihang.

114)                      "                      "                      "                      Lefnadstecknin-  
gar.

115) Upsala                      Kongl. Vetenskaps societet                      Nova Acta.

Rußland.

116) Helsingfors                      Finska Vetenskaps Societet                      Acta.

117)                      "                      "                      "                      Öfversigt.

118)                      "                      "                      "                      Bidrag till Känne-  
dom of Finnlands  
Natur och Folk.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
119) Helsingfors	Finska Vetenskaps Societet	Observations météorolog.
120) Katharinenburg	Société Ouralienne de Médecine	Mémoires.
121) Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Mémoires.
122) "	" " " "	Bulletin.
123) St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
124) "	" "	Bulletin.

## Rumänien.

125) Jassy	Société des médecins et des naturalistes	Bulletin.
------------	--	-----------

## Nordamerika.

## I. Canada.

126) Halifax	The Nova Scotian Institute of Natural Science	Transactions and Proceedings.
127) Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings.
128) Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
129) "	" "	Catalogues.

## II. Vereinigte Staaten.

130) Baltimore	Johns Hopkins University	Studies from the Biol. Laboratory.
131) "	"	Circulars.
132) Boston	Society of " Natural History	Memoirs.
133) "	" " " "	Proceedings.
134) "	" " " "	Occasional Papers.
135) Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
136) "	" " " "	Annual Report.
137) "	" " " "	Bulletins.
138) Granville (Ohio)	Denison University	Bull. of the Scientific Laboratories.
139) St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
140) Nebraska	University of Nebraska	University - Studies.
141) New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
142) "	The Americ. Journal of Science.	
143) New York	Journal of Comparat. Medicine.	
144) Philadelphia	Academy of Natural Sciences.	Proceedings.
145) "	The American Naturalist.	
146) Washington	Smithsonian Institution	Bulletins.
147) "	" "	Proceedings.
148) "	" "	Annual Reports.

Ort:	Name der Gesellschaft oder der Redaktion:	Schriften:
149) Washington	U. St. Geological Survey	Bulletins.
150) "	" " "	Annual Reports.
151) "	" " "	Monographs.
152) "	U. S. Dep. of Agriculture, Div. of Ornithol. and Mammology	Bulletins.
Südamerika.		
I. Chili.		
153) Santiago	Deutscher wissensch. Verein	Verhandlungen.
154) "	Société Scientifique du Chili	Actes.
II. Argentinien.		
155) Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Actas.
156) "	" " " "	Boletin.
Australien.		
157) Sydney	Royal Society of New South Wales	Journal and Pro- ceedings.
Japan.		
158) Tokio	College of Science, Imperial Uni- versity	Journal.
159) "	Medizinische Fakultät der K. Uni- versität	Journal.

Als Geschenke sind eingegangen:

- 1) Madras Bulletin, 1, 2.
- 2) Revista de Higiene de Chile, 1.
- 3) Tafts College Studies, 1, 2, 3.
- 4) Bulletin of the Essex Institute, 1—25, sowie eine Anzahl Einzelschriften.
- 5) Verhandlungen des Allgemeinen deutschen Bäderverbandes.
- 6) Publications de l'Institut Luxembourg: Sect. d. sc. natur., 22.
- 7) Bericht des Naturw.-med. Vereins Innsbruck, 21.
- 8) Jahresbericht und Abhandl. des Naturw. Vereins zu Magdeburg 1893/94, Heft 1, u. Festschrift zur Feier des 25-jähr. Stiftungstages.
- 9) 12. Bericht der Naturw. Ges. zu Chemnitz.

Den Statuten entsprechend wurden die Eingänge der Universitätsbibliothek überwiesen.

Aus dem Kassenbericht, welcher von Herrn Hofrat Prof. Dr. THOMAE geprüft und für richtig befunden ist, sind folgende Daten entnommen:

Die Einnahmen betrugen 3480 M.

Die Ausgaben betrugen 2252 M., davon 1985 M. für die Zeitschrift. Der Überschuß von 1228 M. wurde auf die Sparkasse gebracht.

Die Zahl der Mitglieder betrug am Schluß des vorigen Jahres 4 Ehrenmitglieder und 100 Mitglieder. Die Gesellschaft verlor eines ihrer Mitglieder, Herrn Prof. em. Dr. FRANKENHÄUSER durch Tod, 9 andere durch Fortzug von Jena; 1 Mitglied trat aus. Neu aufgenommen wurden 8 Mitglieder und eines der Mitglieder zum Ehrenmitglied ernannt, somit umfaßt die Gesellschaft zur Zeit 5 Ehrenmitglieder und 96 Mitglieder. Am Schlusse des Berichtes ist die Liste aller Mitglieder abermals zum Abdruck gebracht.

Den Vorstand der Gesellschaft bildeten:

AUGUST GÄRTNER, I. Vorsitzender,  
 ERNST HAECKEL, II. Vorsitzender,  
 MAX FÜRBRINGER, Redakteur,  
 KARL KONRAD MÜLLER, Bibliothekar.

Die Tauschkommission wurde gebildet von dem Gesamtvorstand und den Herren GUSTAV FISCHER, ERNST STAHL, ADOLF WINKELMANN.

In der Schlußsitzung des Jahres wurde an Stelle des statutarisch ausscheidenden I. Vorsitzenden

Herr Prof. Dr. REGEL

gewählt. Die übrigen Mitglieder und die Herren der Tauschkommission wurden durch Acclamation wieder gewählt.

### Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren die Herren:

	Jahr der Ernennung.
KARL SCHIMPER († 1867)	1855
DIETRICH GEORG KIESER († 1862)	1857
LOUIS SORET († 1890)	1864
ALBERT VON BEZOLD († 1868)	1866
MATTHIAS JACOB SCHLEIDEN († 1881)	1878
OSKAR SCHMIDT († 1886)	1878
CHARLES DARWIN († 1882)	1878.

### I. Ehrenmitglieder:

1) THOMAS HUXLEY, London	1867
2) KARL GEGENBAUR, Heidelberg	1873
3) FRANZ VON RIED, Exc., Jena (1853)	1892
4) OTTOMAR DOMRICH, Meiningen	1892
5) ERNST HAECKEL, Jena (1861)	1894.

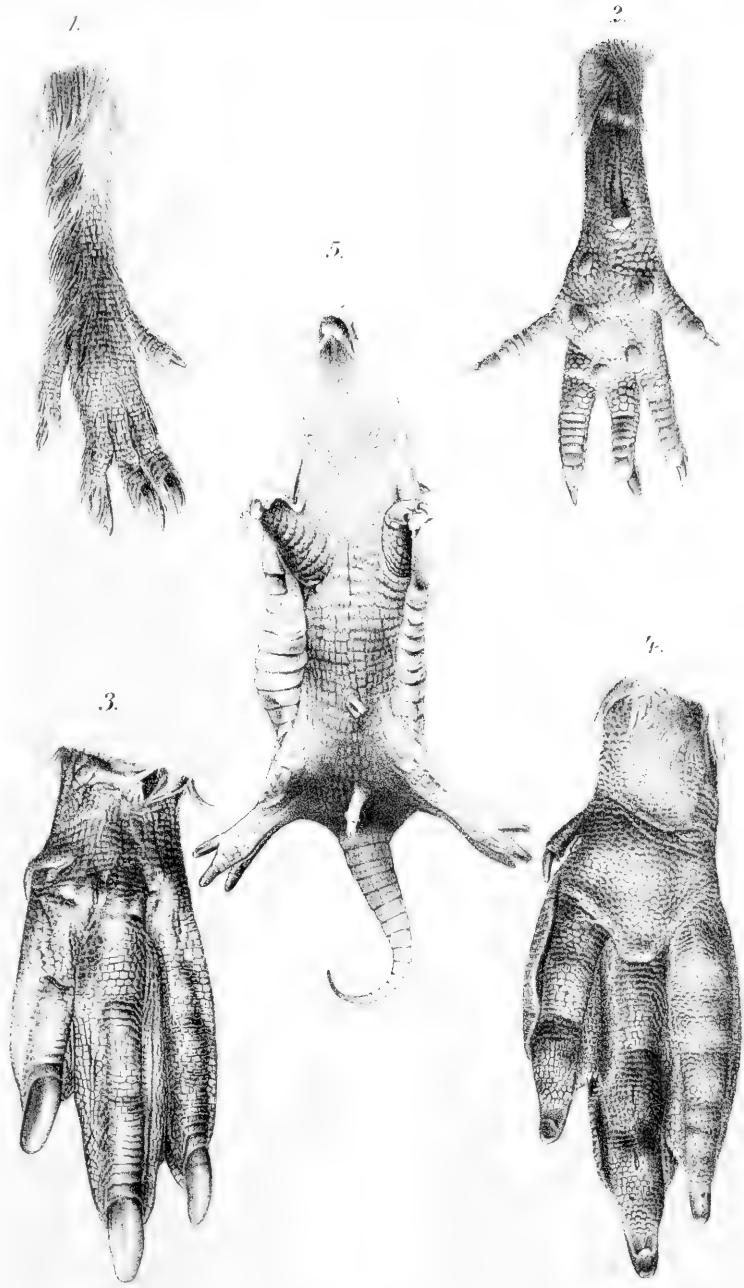
### II. Ordentliche Mitglieder:

	Jahr der Aufnahme.
1) Prof. Dr. ERNST ABBE	Jena 1863
2) Prof. Dr. FELIX AUERBACH	" 1889
3) Prof. Dr. KARL VON BARDELEBEN	" 1873
4) Dr. GUSTAV BACHUS, Assistenzarzt	" 1894
5) Prof. Dr. WILHELM BIEDERMANN	" 1888
6) Prof. Dr. OTTO BINSWANGER	" 1882
7) Dr. FRITZ BOCKELMANN, prakt. Arzt	Rudolstadt 1875



	Jahr der Aufnahme.	
8) Dr. HERMANN BRAUS, Assistenzarzt	Jena	1894
9) Prof. Dr. JOHANNES BRÜMMER	"	1891
10) Dr. FRIEDR. BUCHBINDER, Gymnasialprof. a. D.	"	1889
11) Dr. OTTO BÜRSTENBINDER, Assistenzarzt	"	1894
12) WILHELM BUTZ, Realschuldirektor a. D.	"	1892
13) Dr. SIEGFRIED CZAPSKI	"	1885
14) Prof. Dr. BERTHOLD DELBRÜCK	"	1885
15) Prof. Dr. WILHELM DETMER	"	1875
16) Dr. LEO DRÜNER, Assistenzarzt	"	1894
17) Dr. PAUL DUDEN, Assistenzarzt	"	1894
18) WILHELM EBER, Medizinalassessor	"	1893
19) Dr. HEINRICH EGGELING, Geh. Staatsrat, Univ.- Curator	"	1887
20) Dr. GUSTAV EICHHORN, prakt. Arzt	"	1891
21) Prof. Dr. HERMANN ENGELHARDT	"	1888
22) GUSTAV FISCHER, Verlagsbuchhändler	"	1885
23) Prof. Dr. GOTTLÖB FREGE	"	1874
24) Prof. Dr. MAX FÜRBRINGER, Hofrat	"	1888
25) Dr. CHRISTIAN GÄNGE, Privatdozent	"	1875
26) Prof. Dr. AUGUST GÄRTNER, Hofrat	"	1886
27) Dr. GIESE, prakt. Arzt	"	1893
28) Prof. Dr. GEORG GÖTZ	"	1889
29) Prof. Dr. THEODOR Freiherr VON DER GOLTZ	"	1885
30) Dr. FERDINAND GUMPRECHT, Assistenzarzt	"	1892
31) Dr. ALBIN HABERSTOLTZ, prakt. Arzt	Weimar	1893
32) Dr. HEINRICH HAECKEL, Privatdozent	Jena	1884
33) GUSTAV JONAS, Apotheker	"	1890
34) Prof. Dr. JOHANNES KESSEL	"	1886
35) Dr. OTTO KNOFF, Privatdozent	"	1889
36) Prof. Dr. LUDWIG KNORR	"	1889
37) RUDOLF KOCH, Bankier	"	1893
38) WILHELM KOCH, Bankier	"	1893
39) Dr. KARL KOLESCH, Gymnasiallehrer	"	1891
40) Prof. Dr. LUDOLF KREHL	"	1892
41) Dr. W. KREY, Kaiserl. Chin. Oberbeamter a. D.	"	1887
42) FRITZ KRIEGER, Geh. Justizrat, Oberlandesgerichtsrat	"	1889
43) Prof. Dr. WILLY KÜENTHAL	"	1886
44) RICHARD LEHMANN, Oberstleutnant z. D.	"	1893
45) Dr. WILHELM LEUBE, Assistenzarzt	"	1892
46) Prof. Dr. GEORG LEUBUSCHER, Bezirksarzt	"	1882
47) Prof. Dr. LINCK	"	1894
48) HERMANN MASER, Rechtsanwalt	"	1893
49) Dr. MAX MATTHES, Privatdozent	"	1891
50) Dr. PAUL MILLITZER, prakt. Arzt	"	1893
51) Prof. Dr. WILHELM MÜLLER, Geheimer Hofrat	"	1865
52) Dr. KARL KONRAD MÜLLER, Oberbibliothekar	"	1891
53) Prof. Dr. RICHARD NEUMEISTER	"	1890

		Jahr der Aufnahme.
54)	Dr. HERMANN OBERMÜLLER, Assistenzarzt	Jena 1893
55)	Dr. MAX OVERWEG, Stabsarzt	" 1891
56)	Prof. Dr. EDUARD PECHUEL-LÖSCHE	" 1884
57)	Dr. EMIL PFEIFFER, Fabrikdirektor a. D.	" 1887
58)	Prof. Dr. THEODOR PFEIFFER	" 1892
59)	Dr. ADOLF PILTZ, Privatdozent	" 1884
60)	ERNST PILTZ, Institutslehrer	" 1893
61)	GOTTH. PRÜSSING, Fabrikdirektor	" 1890
62)	Dr. KARL PULFRICH	" 1891
63)	Prof. Dr. FRITZ REGEL	" 1882
64)	Prof. Dr. BERNHARD RIEDEL, Hofrat	" 1889
65)	Dr. PAUL RIEDEL	" 1893
66)	Dr. FRITZ RÖMER, Assistent	" 1893
67)	Dr. LEO SACHSE, Gymnasialprofessor a. D.	" 1876
68)	Prof. Dr. HERMANN SCHÄFFER	" 1855
69)	Prof. Dr. LUDWIG SCHILLBACH	" 1856
70)	L. SCHIMMELPFENNIG, Postdirektor a. D.	" 1880
71)	Dr. OTTO SCHOTT, Fabrikdirektor	" 1882
72)	Prof. Dr. SIG. BERNHARD SCHULTZE, Geh. Hofrat	" 1858
73)	PAUL SCHULTZE, Oberinspektor	" 1879
74)	Prof. Dr. CONRAD VON SEELHORST	" 1890
75)	Prof. Dr. MORITZ SEIDEL, Geh. Medizinalrat	" 1864
76)	Prof. Dr. RICHARD SEMON	" 1887
77)	Dr. LUCAS SIEBERT, prakt. Arzt	" 1881
78)	Prof. Dr. FELIX SKUTSCH	" 1884
79)	Prof. Dr. ERNST STAHL	" 1881
80)	Prof. Dr. RODERICH STINTZING	" 1890
81)	Dr. HEINRICH STOY, Privatdozent, Institutsdirektor	" 1877
82)	Dr. RUD. STRAUBEL, Privatdozent	" 1894
83)	Dr. R. TEUSCHER, Arzt, Privatgelehrter	" 1873
84)	Prof. Dr. JOHANNES THOMAE, Hofrat	" 1879
85)	Dr. MAX VERWORN, Privatdozent	" 1891
86)	Prof. Dr. AUGUST WAGENMANN	" 1892
87)	Prof. Dr. JOHANNES WALTHER	" 1886
88)	Dr. ALFRED WELCKER, Assistenzarzt	" 1892
89)	Dr. THEODOR WETTE, Assistenzarzt	" 1891
90)	FRIEDRICH WIEGMANN, Apotheker	" 1893
91)	Prof. Dr. ADOLF WINKELMANN	" 1886
92)	Dr. WILHELM WINKLER, Privatgelehrter	" 1887
93)	Dr. ADOLF WITZEL, Privatdozent	" 1893
94)	Prof. Dr. LUDWIG WOLFF	" 1892
95)	Prof. Dr. THEODOR ZIEHEN	" 1886
96)	Sanitätsrat Dr. ZOBER	" 1894.















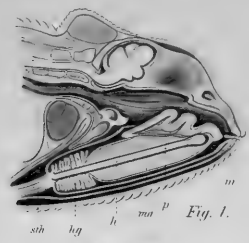


Fig. 1.

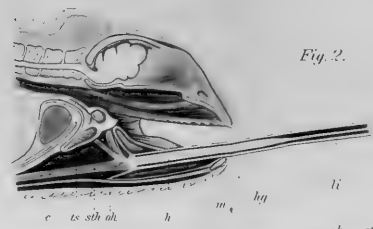


Fig. 2.

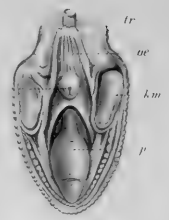
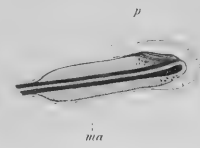


Fig. 3.

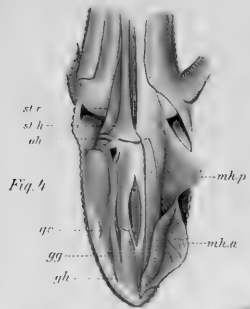


Fig. 4.

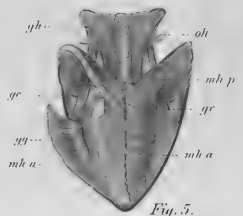


Fig. 5.

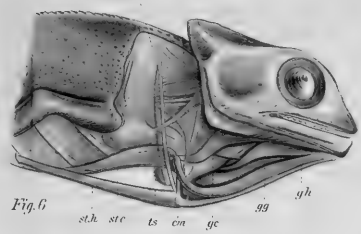


Fig. 6.

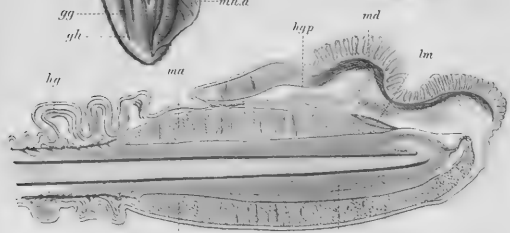


Fig. 7.

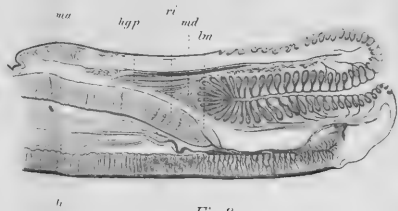


Fig. 8.

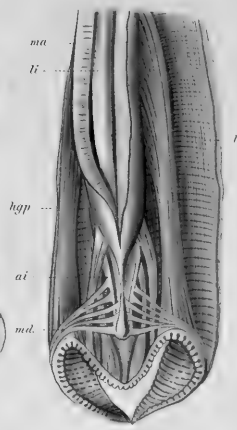
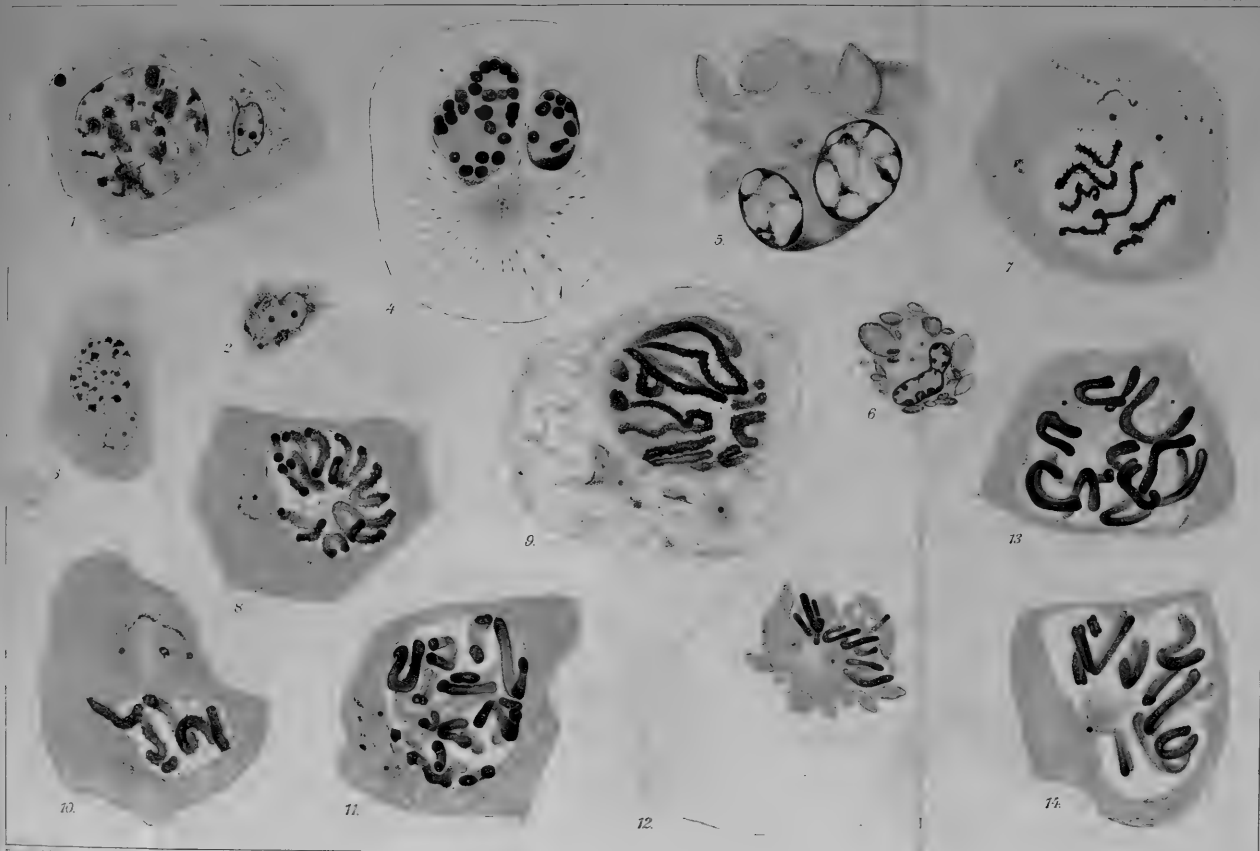
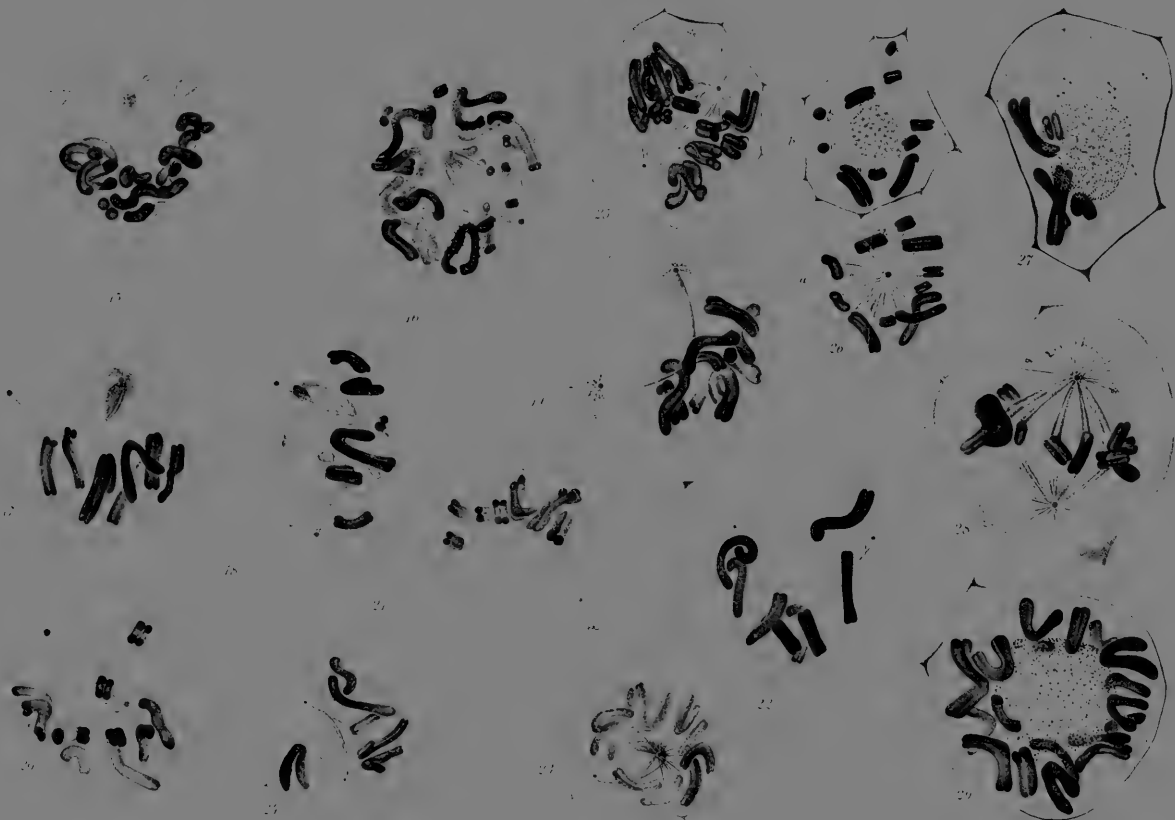


Fig. 9.

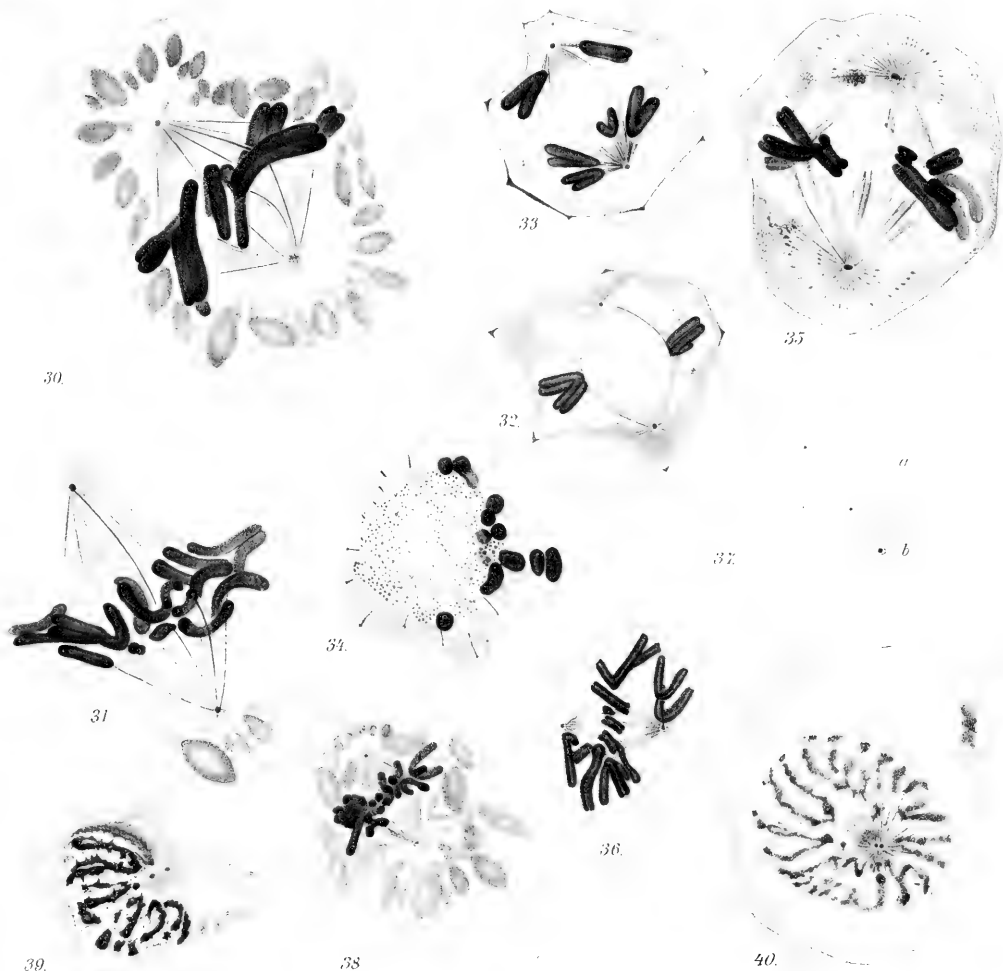


















44



47.



48



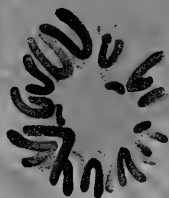
43.



45.



50



49

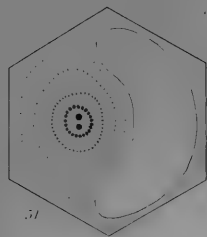


41

42.

46





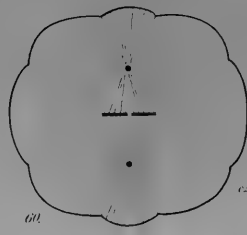
51



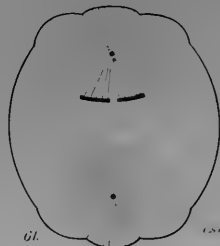
52



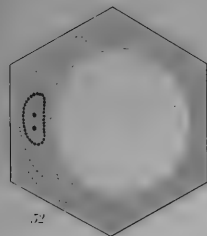
53



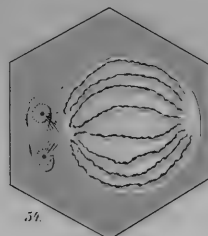
54



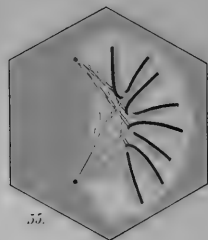
55



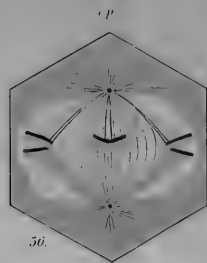
56



57



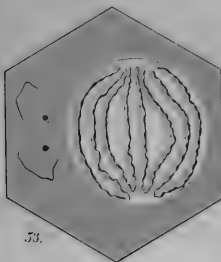
58



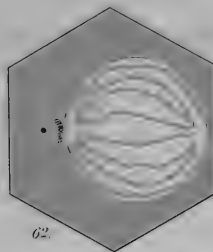
59



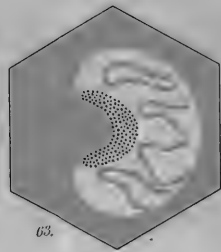
60



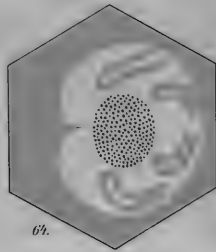
61



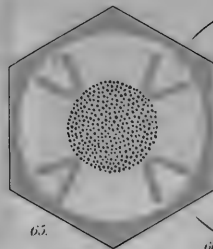
62



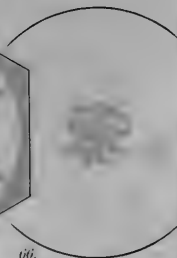
63



64



65

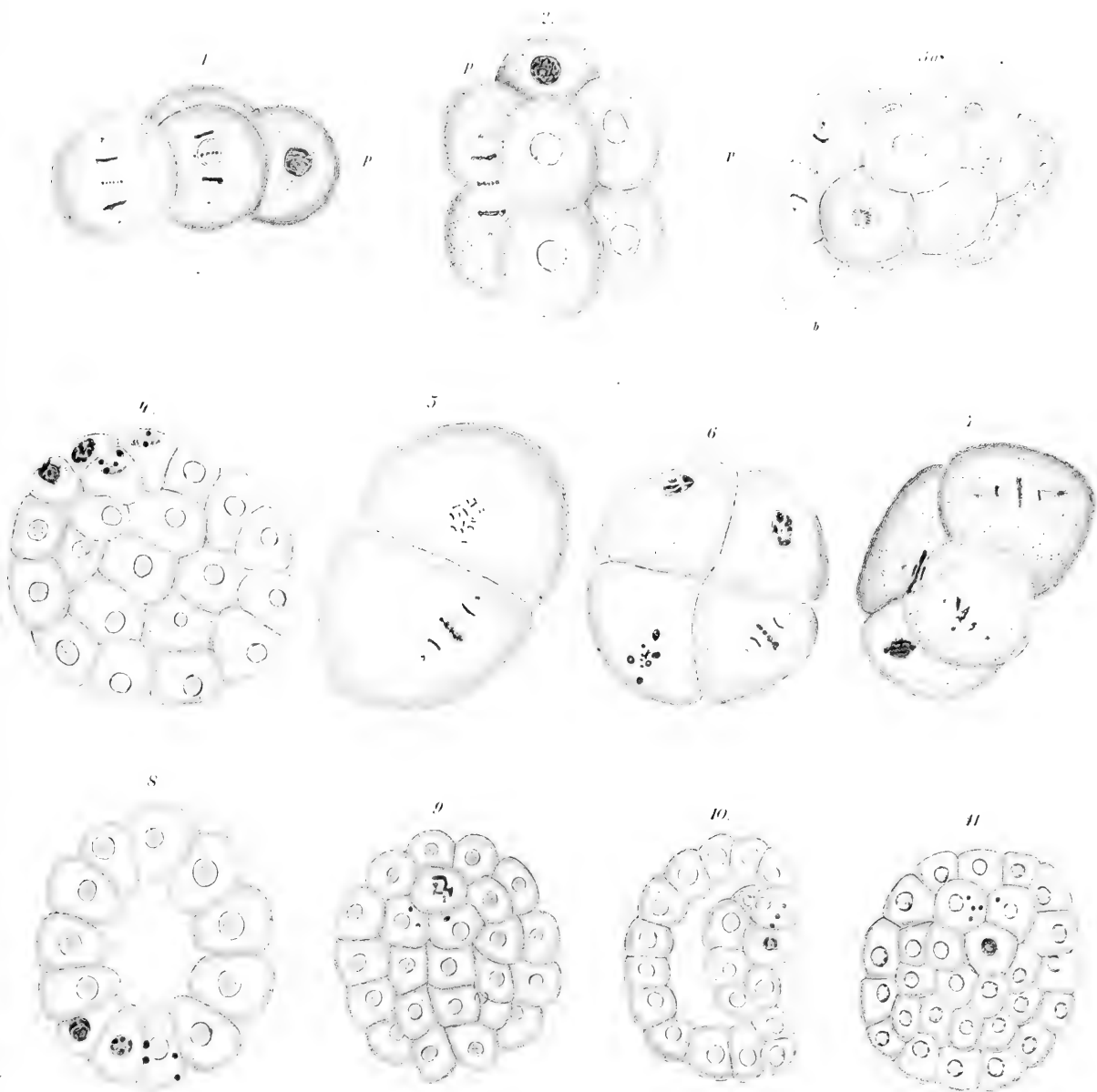


66







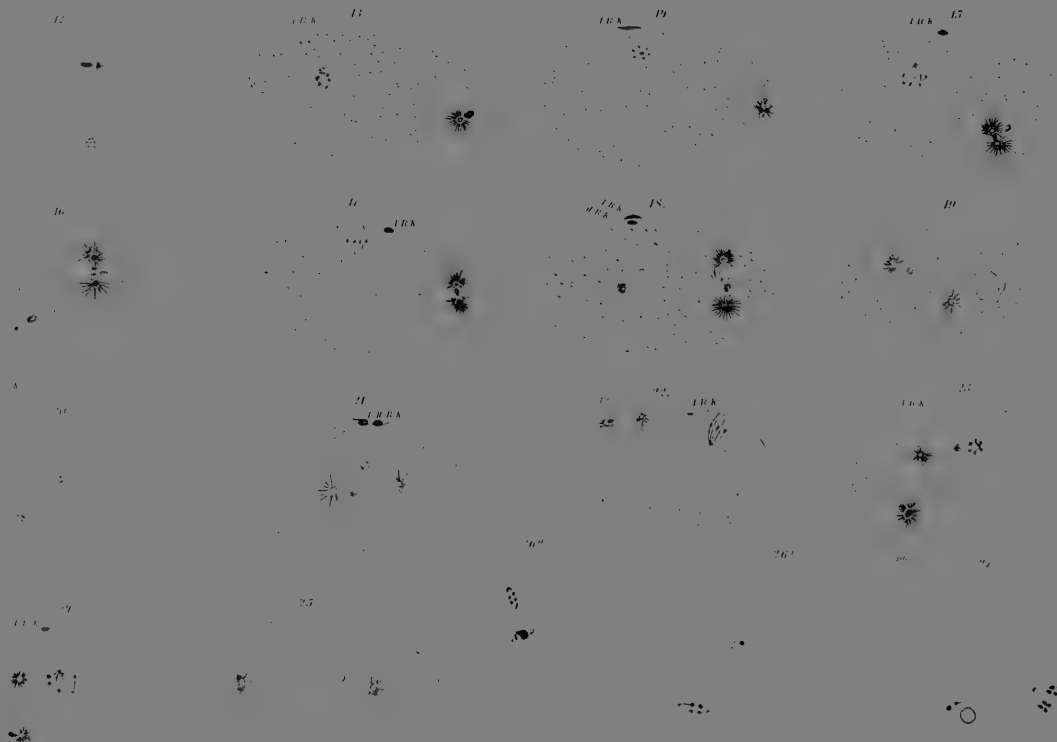




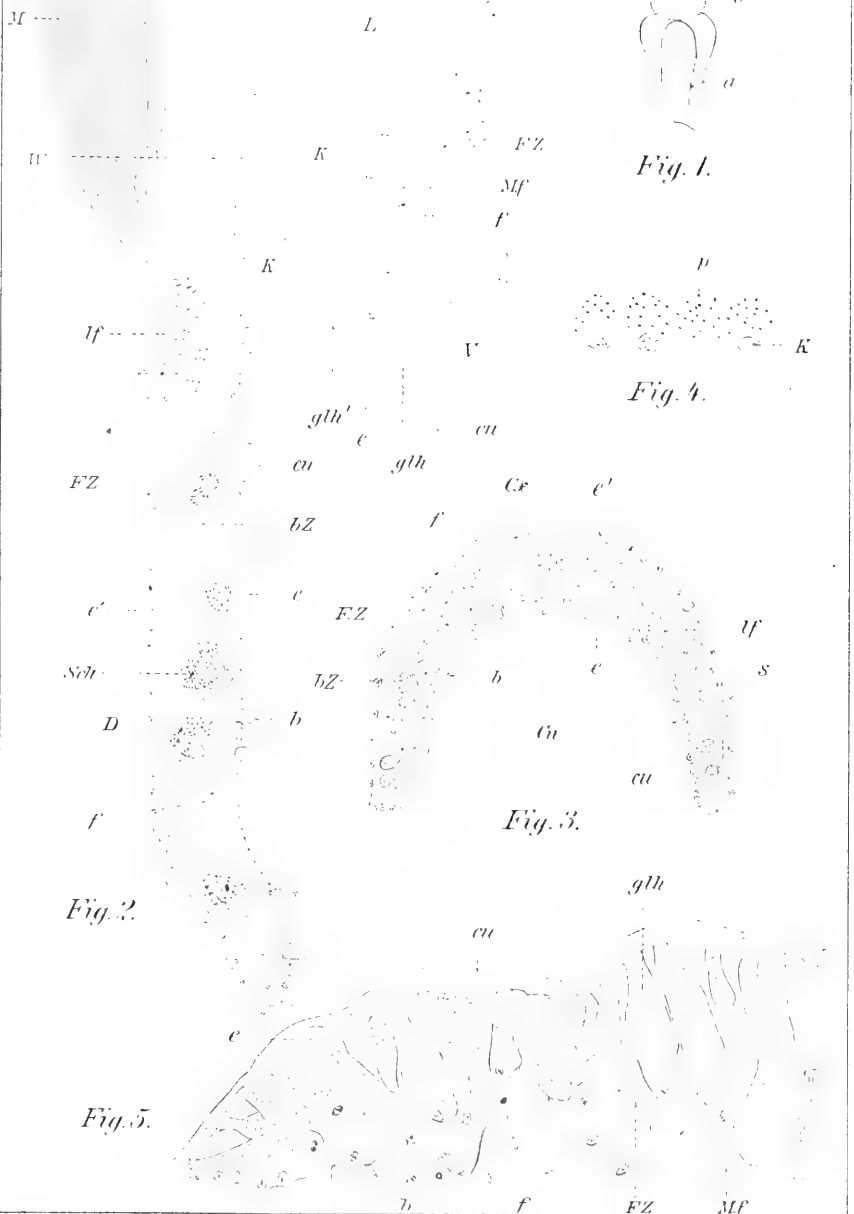




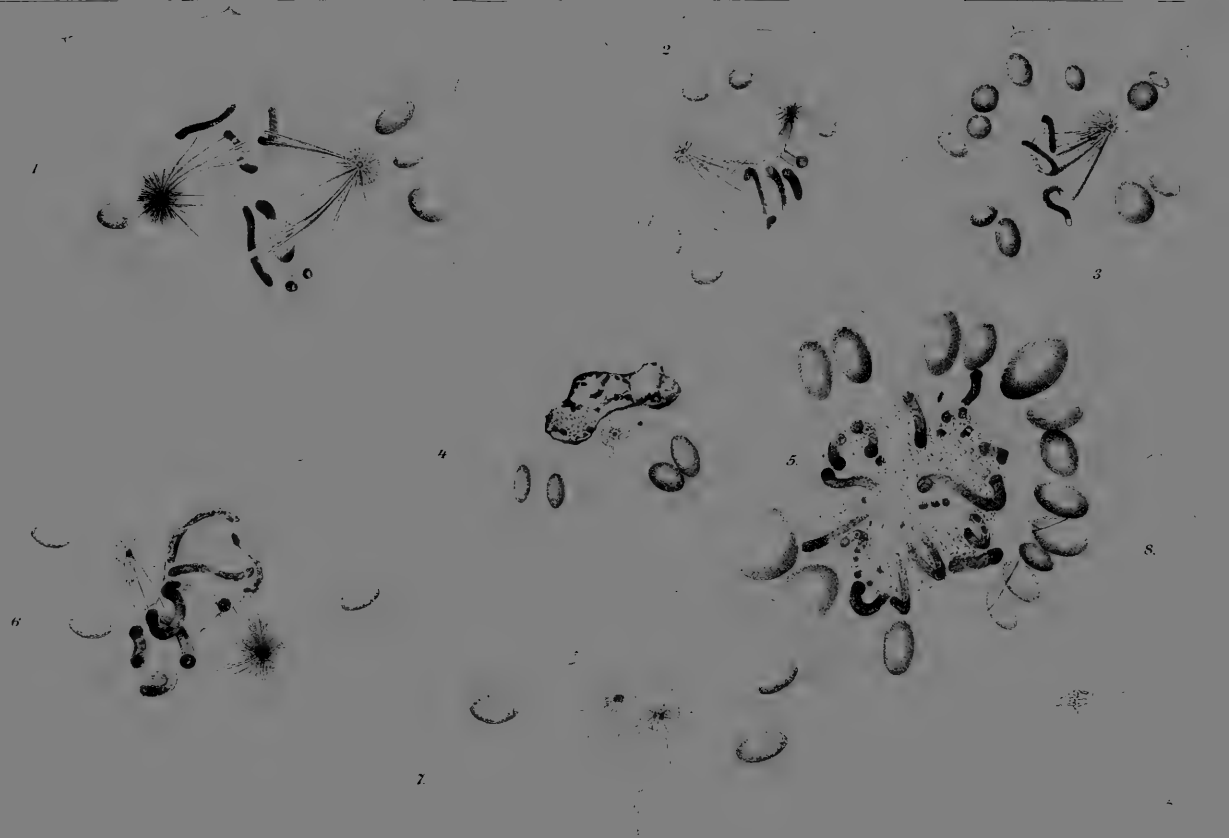








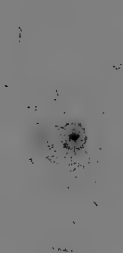




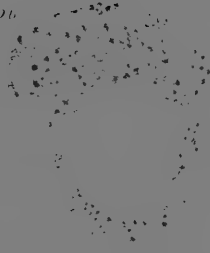




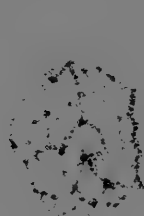
9a



9b



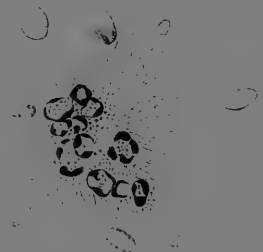
9c



9d



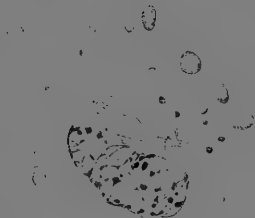
10.



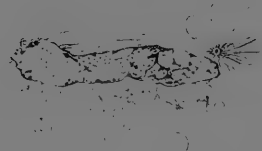
11



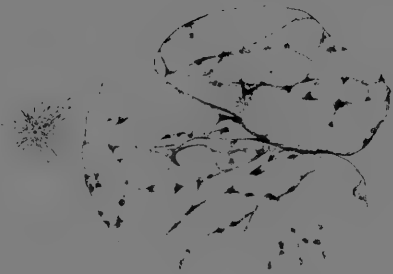
12



13.



16



17

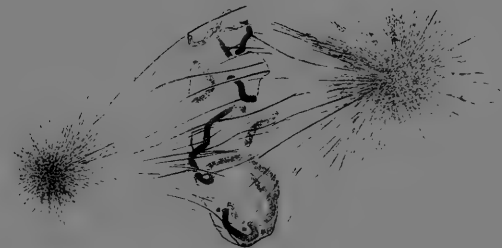


15

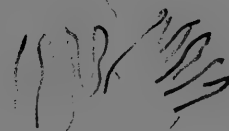




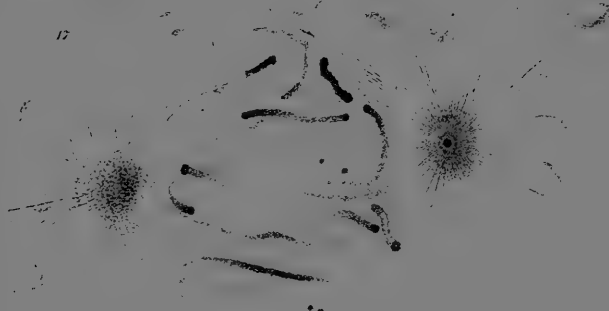
18.



20.



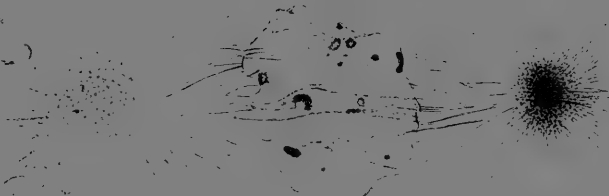
17.



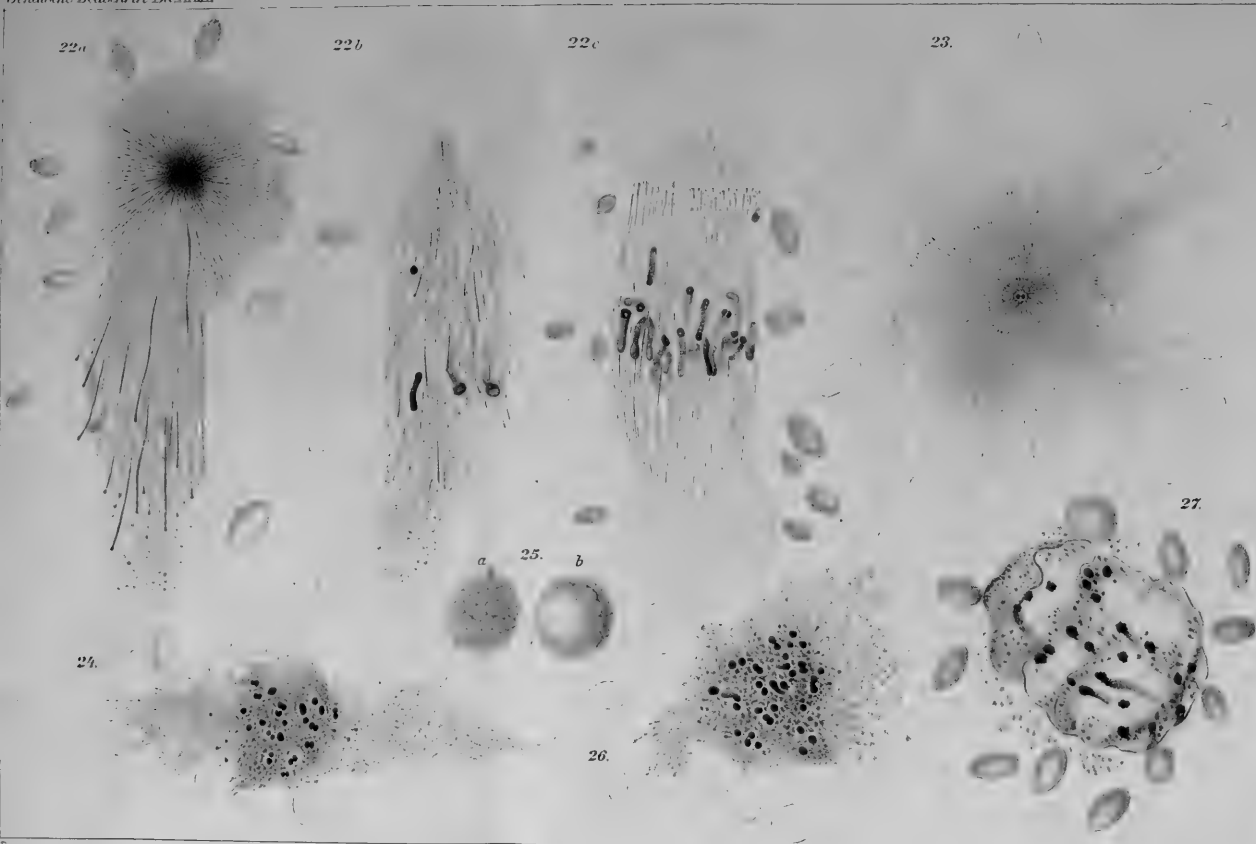
19.



21.















6692  
Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

## Neunundzwanzigster Band.

Neue Folge, Zweiundzwanzigster Band.

Erstes Heft.

Mit 1 lithographischen Tafel und 34 Abbildungen im Texte.



J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer

1894.

# Inhalt.

---

	Seite
KÜKENTHAL, W. und ZIEHEN, TH., Untersuchungen über die Grosshirnfurchen der Primaten. Mit 34 Abbildungen im Texte . . .	1
WAGNER, JULIUS, Beiträge zur Phylogenie der Arachniden . . .	123
REH, Dr. L., Die Schuppen der Säugetiere. Mit Tafel I . . .	157

---

**Verlag von Gustav Fischer in Jena.**

---

**Dr. Karl v. Bardeleben** und **Dr. Heinrich Haeckel**

Professor der Anatomie

Privatdocent der Chirurgie

an der Universität Jena.

## ATLAS der topographischen Anatomie des Menschen.

128 grösstentheils mehrfarbige Holzschnitte u. 1 lithographirte Doppeltafel  
mit erläuterndem Text.

Preis broschirt 15 Mark, elegant gebunden 17 Mark.

---

In meinen Verlag ist soeben übergegangen:

## DIE METAPHYSIK IN DER MODERNEN PHYSIOLOGIE.

---

EINE KRITISCHE UNTERSUCHUNG  
VON **CARL HAUPTMANN.**

NEUE, DURCH EIN AUTORENVERZEICHNISS VERMEHRTE AUSGABE.

Preis: 8 Mark.

---

## ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

---

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN  
**DR. PAUL VON RITTER**  
AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893  
VON **DR. RICHARD SEMON,**  
PROFESSOR IN JENA.

Erster Band: **Ceratodus.** Erste Lieferung.

- I. Ernst Haeckel: Systematische Einleitung: Zur Phylogenie der Australischen Fauna.
- II. Richard Semon, Reisebericht und Plan des Werkes.
- III. Richard Semon, Verbreitung, Lebensverhältnisse und Fortpflanzung des *Ceratodus Forsteri*.
- IV. Richard Semon, Die äussere Entwicklung des *Ceratodus Forsteri*.

Mit 8 lithogr. Tafeln und 2 Abbildungen im Text.

Preis: 20 Mark.

N. 11 1895

Jenaische Zeitschrift

6692

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

## Neunundzwanzigster Band.

Neue Folge, Zweiundzwanzigster Band.

Zweites Heft.

Mit 8 lithographischen Tafeln und 14 Abbildungen im Text.



Preis: 11 Mark.

J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer  
1894.

# Inhalt.

---

	Seite
MARTIN, PAUL, Bogenfurche und Balkenentwicklung bei der Katze. Mit Tafel II und 13 Abbildungen im Texte . . . . .	221
KATHARINER, LUDWIG, Anatomie und Mechanismus der Zunge der Vermilinguier. Mit Tafel III und 1 Abbildung im Text . .	247
DRÜNER, L., Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Mit Tafel IV—VIII . . . . .	271
NEUSTÄTTER, OTTO, Ueber den Lippensaum beim Menschen, seinen Bau, seine Entwicklung und seine Bedeutung. Mit Tafel IX	345

---

## ZOOLOGISCHE FORSCHUNGSREISEN IN AUSTRALIEN UND DEM MALAYISCHEN ARCHIPEL.

---

MIT UNTERSTÜTZUNG DES HERRN  
**DR. PAUL VON RITTER**  
AUSGEFÜHRT IN DEN JAHREN 1891—1893  
VON **DR. RICHARD SEMON,**  
PROFESSOR IN JENA.

Erster Band: **Ceratodus.** Erste Lieferung.  
(Des ganzen Werkes Lieferung 1.)

Ernst Haeckel: Systematische Einleitung: Zur Phylogenie der Australischen Fauna. — Richard Semon, Reisebericht und Plan des Werkes. — Richard Semon, Verbreitung, Lebensverhältnisse und Fortpflanzung des *Ceratodus Forsteri*. — Richard Semon, Die äussere Entwicklung des *Ceratodus Forsteri*.

Mit 8 lithogr. Tafeln und 2 Abbildungen im Text.  
Preis: 20 Mark.

---

Soeben erschien:

Fünfter Band: **Systematik und Tiergeographie.** Erste Lieferung.  
(Des ganzen Werkes Lieferung 2.)

A. Ortmann, Crustaceen. — E. von Martens, Mollusken. — W. Michaelsen, Lumbriciden. — C. Ph. Sluiter, Holothurien. — O. Boettger, Lurche (Batrachia). — O. Boettger, Schlangen. — J. Th. Oudemans, Eidechsen und Schildkröten. — A. Reichenow, Liste der Vögel. — F. Römer, Monotremata und Marsupialia.

Mit 5 lithogr. Tafeln und 6 Abbildungen im Text.  
Preis: 20 Mark.

JU 1

6692

Jenaische Zeitschrift

für

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.

---

## Neunundzwanzigster Band.

Neue Folge, Zweiundzwanzigster Band.

Drittes und viertes Heft.

Mit 8 lithographischen Tafeln und 3 Abbildungen im Text.



Preis: 12 Mark.

J e n a ,

Verlag von Gustav Fischer

1895.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.  
Ausgegeben am 15. Mai 1895.

# Inhalt.

	Seite
MEYER, OSCAR, Celluläre Untersuchungen an Nematoden-Eiern. Mit Tafel X und XI . . . . .	391
LÉON, N., Zur Histologie des Dentalium-Mantels. Mit Tafel XII .	411
SCHILLING, AUGUST JAKOB, Der Einfluß von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen der Blattgelenke von Mimosa pudica	417
BRAUS, H. und DRÜNER, L., Ueber ein neues Präpariermikroskop und über eine Methode, größere Tiere in toto histologisch zu konservieren. Mit 3 Abbildungen im Texte . . . . .	435
BRAUS, H., Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies, mit einem Anhang über Amitose und Polyspermie. Mit Tafel XIII—XVII . . . . .	443
BRAUS, H., Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula . . .	512
GÄRTNER, A., Jahresbericht der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1894 . . . . .	515



---

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

---

W. Biedermann,  
Professor an der Universität Jena,  
**Elektrophysiologie.**  
Erste Abteilung.

Mit 136 Abbildungen. 1894. Preis: 9 Mark.

 Die 2. Abteilung wird im Sommer 1895 erscheinen. 

Soeben erschien:

Dr. W. Detmer,  
Professor an der Universität Jena,

**Das pflanzenphysiologische  
Praktikum.**

Anleitung zu pflanzenphysiologischen Untersuchungen für Studierende  
und Lehrer der Naturwissenschaften, sowie der Medicin, Land- und  
Forstwirtschaft.

**Zweite, völlig neu bearbeitete Auflage.**

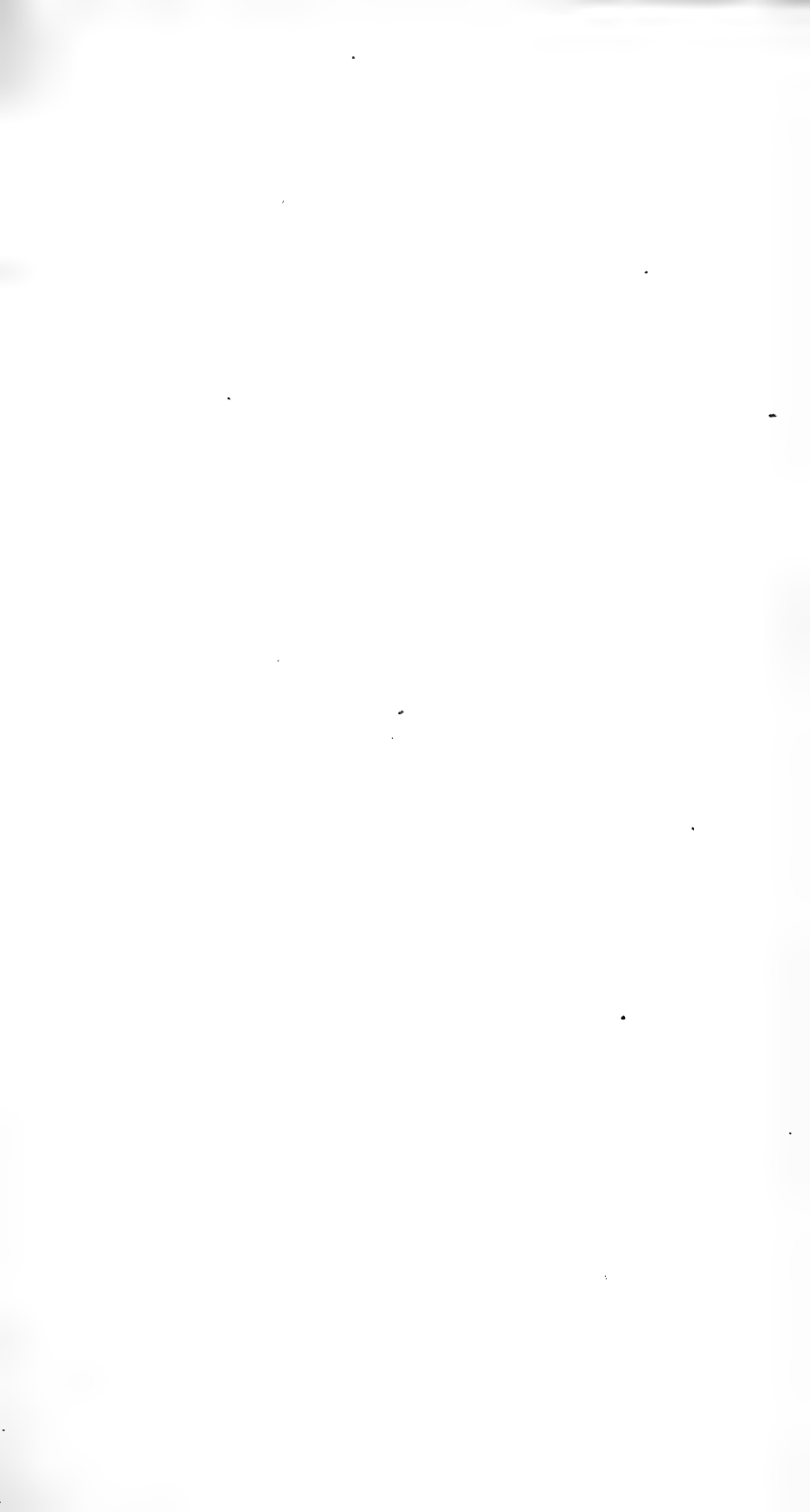
Mit 184 Abbildungen. 1895. Preis: broschirt 9 Mark, gebunden 10 Mark.

---

Dr. Georg Klebs,  
Professor der Botanik in Basel,

**Ueber das Verhältniss des männlichen und weiblichen  
Geschlechts in der Natur.**

1894. Preis: 80 Pf.













**Date Due**

<div data-bbox="170 529 464 594">A handwritten signature and the year 1969.</div>	
---	--

